

Cytologische und morphologische Untersuchungen zur Determination der Nöhreier bei Prosobranchiern

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Hansrudolf Staiger

aus Basel



Wien
Springer-Verlag
1951

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf
Antrag der Herren Professoren A. Portmann und R. Geigy.

Basel, den 12. Juni 1951.

Prof. Dr. A. Ostrowski
Dekan

Separatdruck aus
Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie
Band 35, Heft 5/6, 1951

(Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

CYTOLOGISCHE UND MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR DETERMINATION DER NÄHREIER
BEI PROSOBRANCHIERN.

Von

HANSRUDOLF STAIGER

Mit 42 Textabbildungen und 6 Tabellen.

(Eingegangen am 4. Dezember 1950.)

Inhalt.

I. Einleitung	496
Literatur zum Determinationsproblem	497
Material und Technik	498
II. Die Nähreier von <i>Murex trunculus</i> L.	499
A. Deskriptiver Teil	499
1. Cytologie der Nährei-Norm	500
a) Besamung und Verhalten der Vorkerne	500
b) Furchung	505
2. Varianten der Nähreier-Cytologie	512
3. Statistische Ergebnisse	521
B. Diskussion	522
1. Kritik der bestehenden Determinationshypothesen	522
2. Spermaverhalten und Nährei-Sterilität	524
III. Die Nähreier von <i>Buccinum undatum</i> L.	526
A. Deskriptiver Teil	526
1. Typenbildung	526
2. Morphologie und Cytologie der Typen	528
a) Normalkeime	528
b) Typ 1 (Nährei-Norm)	529
c) Typ 2	532
d) Abweichende cytologische Situationen	535
3. Statistische Ergebnisse	536
B. Diskussion	537

IV. Allgemeiner Teil	539
1. Vergleichende Morphologie der Nähreier	539
2. Morphologie und Determinationsproblem	541
3. Zur Evolution des Nähreier-Phänomens	545
V. Zusammenfassung	547
Literatur	548

Einleitung.

In embryologischen und ökologischen Untersuchungen wurde bei verschiedenen Tierarten ein Entwicklungsmodus mit Nähreiern festgestellt. Das Fortpflanzungsverhalten dieser Formen ist charakterisiert durch mehrheitliche Sterilität der abgelegten Eier. Die entwicklungsunfähigen „Nähreier“ dienen den wenigen „Normalkeimen“ als Nährmaterial, indem sie von den sich bildenden Larven in den Mitteldarm aufgenommen und verdaut werden.

Entwicklung mit Nähreiern ist an eine Embryogenese in verschlossenen Eiräumen gebunden. In wenigen Fällen ist die Erscheinung in Verbindung mit Viviparität festgestellt worden (antarktische Crinoiden und Ophiuroiden; Selachier: *Lamna*; Amphibien: *Salamandra atra*). Häufiger findet sich Nähreier-Bildung bei Formen mit Entwicklung in verschlossenen Kapseln. In dieser zweiten Variante ist das Nähreier-Phänomen besonders für die gemeinsten Arten mariner stenoglosser Prosobranchier kennzeichnend. Daneben sind wenige Fälle bei Anneliden und einem Nemeriten bekanntgeworden.

In den repräsentativen Fällen bei Prosobranchiern erweist sich der Entwicklungsmodus mit Nähreiern als arttypisch fixiert:

1. Die Fertilitätsrate einer Nähreier-Art, d. h. der Prozentsatz entwicklungsfähiger Eier, ist innerhalb gewisser Grenzen arttypisch festgelegt. Es gelten z. B. approximativ folgende Fertilitätsraten:

<i>Buccinum undatum</i>	1%
<i>Fasciolaria tulipa</i>	2%
<i>Murex trunculus</i>	4%
<i>Columbella rustica</i>	10%

2. Innerhalb engster Verwandtschaftsbereiche (Gattungen) existieren Arten mit voller Eifertilität und solche mit Nähreiern. Bei letzterem Verhalten sind jeweils Fertilitätsrate und Eizahl derart korreliert, daß die geringe Eifertilität durch höhere Eiproduktion — auf Kosten der Eigröße — kompensiert wird. Dadurch resultiert bei beiden Entwicklungsformen annähernde Gleichheit der Vermehrungsraten und der Versorgung der Veligerlarven mit Nährmaterial.

3. Die Nähreier zeigen ein von Art zu Art verschiedenes Entwicklungs- und Degenerationsverhalten.

Die Korrelationen der Eigröße und der Eizahl demonstrieren einen engen Zusammenhang zwischen Nährei-Sterilität und Normalkeim-



Embryogenese. Die Existenz steriler Eier ist obligatorisch in das Determinationssystem einer typischen Nähreier-Art eingebaut und repräsentiert einen notwendigen Faktor in ihrem Lebenszyklus.

In der vorliegenden Arbeit sollen in erster Linie die cytologischen und morphologischen Erscheinungen an den Nähreiern der Prosobranchier geklärt werden. Zweck der deskriptiven Darstellung ist die Bestimmung der Sterilitätsursache, die das dimorphe Entwicklungsschicksal der Eier bedingt. Die Kenntnis des Systems der Nährei-Determination kann zugleich zur Frage der Evolution der Erscheinung beitragen.

Literatur zum Determinationsproblem.

In früheren Arbeiten über die Prosobranchier-Nähreier werden zwei gegensätzliche Hypothesen über ihre Determination vertreten. Beide bringen den Entwicklungsdimorphismus der Eier mit der Existenz atypischer Spermien in Beziehung. Zur Kenntnis der bei Prosobranchiern verbreiteten Erscheinung der atypischen Spermatogenese und des Spermindimorphismus muß hier auf die entsprechende Literatur verwiesen werden (ANKEL, 1930 b; PORTMANN, 1930 b; TUZET, 1930).

Die *Prädeterminationshypothese* wird erstmals von GLASER (1906) in seiner Arbeit über *Fasciolaria tulipa* vorgeschlagen. Die Nähreier dieser amerikanischen Prosobranchier-Art stellen bereits bei Ablage (im Stadium der Diakinese) die normalen Entwicklungsleistungen ein. Ihre Sterilität wird auf einen vor Ablage (ovarial) bestehenden Bildungsdefekt zurückgeführt und so der prädeterminierte Entwicklungsdimorphismus formal dem Spermindimorphismus gleichgesetzt. Bei letzterem manifestiert sich der atypische Prozeß meistens bereits in frühen spermatogonialen Zuständen. — BURGER und THORNTON (1935) erweitern den Vergleich, indem sie die damals bekannten cytologischen Vorgänge an den Nähreiern verschiedener Arten nach dem Grad der Abweichung vom Normalverhalten ordnen und diese Klassifikation einer solchen verschiedener atypischer Spermatogeneseprozesse (oligopyren, apyren) gegenüberstellen. — ANKEL (1930 b) setzt, im Anschluß an seine Untersuchungen über die atypische Spermatogenese von *Scala* und *Janthina*, die Existenz von Nähreiern in Beziehung zur Ausbildung des Gonochorismus aus hermaphroditischen Vorstufen: die Sterilität der Nähreier beruht auf einer Störung ihrer Oogenese, welche auf die Wirksamkeit rudimentärer spermatogenetischer Potenzen während der ovarialen Bildungsphase zurückgeht.

Die Hypothese der Nährei-Determination durch *Besamung mit atypischen Spermien* postuliert einen direkten Zusammenhang zwischen Spermindimorphismus und Nährei-Sterilität. HYMAN (1923, 1925) beschreibt bei *Fasciolaria tulipa* einen speziellen Typ oligopyrener atypischer Spermien, welche bei der Besamung am Eicortex arretiert werden, worauf die weitere Entwicklung des Eies eingestellt wird. PORTMANN (1927, 1930 a) interpretiert aberrante Bildungen in den Nähreiern von *Purpura lapillus* und *Buccinum undatum* als atypische Pronuclei, welche ebenfalls auf atypische Spermien zurückgeführt werden.

Die beiden bisherigen Hypothesen konnten in keinem Fall eindeutig verifiziert werden. Ein histologischer Nachweis eines dimorphen Verhaltens der Oocyten im Ovar gelang ebensowenig wie der direkte Beweis atypischer Besamung. — Über einen Teil der eigenen Untersuchungen zur Determinations-

frage wurde in einer früheren Mitteilung (STAIGER 1950 b) berichtet. Die dortigen Ergebnisse sollen im Lauf der folgenden Darstellung verwertet werden.

Material und Technik.

Die morphologischen Befunde der vorliegenden Arbeit beziehen sich auf die Nöhreier der beiden stenoglossen Prosobranchier *Murex trunculus* L. (*Muricidae*) und *Buccinum undatum* L. (*Buccinidae*). Beide Arten besitzen Laiche von ähnlichem Bau. Die Eier werden im distalen Ovidukt in Portionen von mehreren Hundert von einem der Kapseldrüse entstammenden Sekret umgeben, welches bei Ablage in der Fußdrüse des Muttertieres zur hornigen verschlossenen Kapsel gehärtet und geformt wird. Die Bildung der Kapseln erfolgt in regelmäßigen Intervallen, wobei sie auf den früher abgelegten Eiräumen befestigt werden. Sämtliche Eier einer Kapsel befinden sich im Ablagezeitpunkt in identischen Stadien. Sie flottieren in einer viskösen, eiweißreichen Flüssigkeit, welche von der Eiweißdrüse des distalen Oviduktes geliefert wird. Der Laich eines Weibchens setzt sich aus 50 bis 100 Kapseln zusammen.

Die mediterrane Art *Murex trunculus* wurde in drei Aufenthalten an der Zoologischen Station in Neapel untersucht. Die Tiere (aus der Bucht von Mergellina, Golf von Neapel) konnten in den Seewasseraquarien der Station zur Laichablage gebracht werden, wo sie ihre Gelege vorwiegend an den Glaswänden der Becken fixieren. Laichzeit sind die Monate Mai bis Juli. Die einzelnen Eikapseln enthalten im Mittel um 400 Eier von rund 0,20 mm Durchmesser.

Die Nöhreier der atlantischen Art *Buccinum undatum* wurden während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Roscoff (Bretagne, Frankreich) untersucht. Laichzeit dieser Art sind die Monate Januar bis März. In der vorliegenden Arbeit gelangten teils Aquarienablagen, teils Laiche aus den Sandgründen bei Penpoull (Bucht von Morlaix) zur Untersuchung. Die Kapseln von *Buccinum* sind im Mittel etwas größer als bei *Murex* und enthalten je 1000 bis 2000 Eier von etwa 0,25 mm Durchmesser.

In allen früheren Arbeiten über die Nöhreier der Prosobranchier wurde die Schnittmethode angewandt. Da der starke Dottergehalt der Eier die histologische Bearbeitung sehr erschwert, lassen sich auf diese Weise keine exakten Aussagen gewinnen. Die eigenen Untersuchungen wurden mit modernen Totalpräparationsmethoden der deskriptiven Cytologie durchgeführt, die sich als leistungsfähiger herausstellen.

Die Präparation der Eier ergab sich bei beiden Arten auf dieselbe Weise. Die hornigen Eikapseln wurden mit einer Rasierklinge von den Laichen weggeschnitten, ihr Inhalt in frischem Seewasser ausgewaschen und vom albuminösen Kapselsekret befreit. Die Kapseln lassen sich einzeln behandeln, so daß das Präparat nur Eier derselben Altersstufe enthält. Gesamthafte Präparation eines kompletten Laiches ergibt sämtliche Stadien eines größeren Phasenintervalles zwischen Ablagezustand und verschiedenen Furchungsstadien. Die Eier wurden nach dem Auswaschen in einem Glastübchen in Alkohol-Eisessig (3 : 1 bis 2 : 1) fixiert. Mehrmaliges Wechseln der Fixierungsflüssigkeit löst sämtliche Farbkörper und fettartigen Substanzen heraus, so daß die folgende cytologische Untersuchung nicht behindert wird. Die Färbung kann einer kurzen (zirka halbstündigen) Fixierungsdauer sofort folgen. Zur Konservation wird der Alkohol-Eisessig nach einiger Zeit durch 90%igen Alkohol ersetzt.

Als Färbemittel gelangten die Lösungen von Karmin (heiß gesättigt in 45% Essigsäure) und Orcein (1 bis 2% in 45% Essigsäure) zur Anwendung. Die Eier wurden portionenweise in Glastübchen gefärbt; sie lassen sich Tage bis Wochen in der Farblösung halten. Zur Untersuchung wurde eine kleinere Portion der Eier in 45%iger Essigsäure kurz ausgewaschen (besonders nach Färbung in Orcein) und auf dem Objektträger je nach Untersuchungszweck mehr oder weniger stark gequetscht. Übersichtsbilder über ganze Eier und ihre chromatischen Bestandteile ergeben sich bei Färbung mit Karmin, oder, nach Alkoholhärtung des Materials mit Orceinbehandlung. Zur Darstellung von cytologischen Einzelheiten eignet sich Orcein kurz nach Fixierung der Objekte; die Orceinlösung bringt den Dotter zur Quellung und Auflösung, so daß allein die plasmatischen Partien der Eier und ihre Chromatinbestandteile bestehen bleiben. Die Färbung besonders des Orceins ist sehr selektiv, Plasma und Dotter bleiben ungefärbt. Im übrigen ist die Anwendbarkeit der beiden Farblösungen von Fall zu Fall verschieden.

Zur Auszählung der Nöhreier zu statistischen Zwecken kamen an den beiden Arten verschiedene Methoden zur Anwendung. Bei *Buccinum* wurde nach der Orceintechnik mit alkoholgehärteten Eiern verfahren. Die Eier günstigen Alters waren hierzu kapselweise und ohne Verlust präpariert worden. Nach der Färbung gelangten sie portionenweise auf den Objektträger, worauf mit Hilfe eines photographischen Vergrößerungsapparates eine vergrößerte Verteilungsskizze der Eier unter dem Deckglas gezeichnet wurde. Im Mikroskop ließ sich anschließend jedes Ei an Hand des Planes aufsuchen und identifizieren. Zum Schluß wurden die verschiedenen Klassen der Eier ausgezählt.

Bei *Murex* erwies sich eine andere Methode als vorteilhafter. Die Eikapseln wurden etwa 20 Tage nach der Ablage vom Laich gelöst, an ihrer breiten Basis aufgeschnitten und ihr Inhalt auf einen Objektträger ausgestrichen. Die im Kapselsekret verteilten Eier wurden hierauf über der Flamme fixiert und die Präparate mit der FEULGENSchen Nuklealreaktion behandelt. Im fertigen Präparat lassen sich die weitgefurchten Normalkeime leicht von den Nöhreiern unterscheiden. Zur Auszählung gelangte dasselbe Verfahren mit dem photographischen Vergrößerungsapparat wie bei *Buccinum* zur Anwendung.

II. Die Nöhreier von *Murex trunculus* L.

A. Deskriptiver Teil.

Die bisherigen Informationen über die Nöhreier von *Murex trunculus* sind mit der knappen Mitteilung PORTMANN'S (1926) erschöpft. Sie hält bereits das Wesentliche am Nöhreier-Prozeß dieser Art fest: die Nöhreier durchlaufen eine Reifung von äußerlich normalem Ablauf. Nach Bildung der Polkörper und des animalen Plasmas setzt eine Furchung ein, die erst in vorgerückten Stadien abgebrochen wird. In bezug auf den Arretierungszeitpunkt der Nöhreier nimmt *Murex* eine auffallende Sonderstellung ein; bei allen anderen bekannten Nöhreier-Arten (*Fasciolaria*, *Purpura*, *Buccinum*) werden die sterilen Eier bereits vor den Reifeteilungen in ihrer Entwicklung gehemmt.

Erstes Ziel der Untersuchungen über *Murex trunculus* ist die Aufklärung der morphologisch sichtbaren Bedingungen der Nöhreier-Sterilität. Die Darstellung beschränkt sich im wesentlichen auf die nach Entwicklungstypen divergierenden Punkte. Es kann deshalb hier von der Beschreibung der Meiose des Eikernes abgesehen werden, da sie einen für beide Eitypen verbindlichen Verlauf nimmt.

1. Cytologie der Nährei-Norm.

Der Klarheit halber und als Vergleich zur späteren Erörterung über die Nähreier sei die zeitliche Folge der Entwicklungsphasen eines Normalkeimes von *Murex trunculus* bis zum Furchungsbeginn vorausgeschickt (Abb. 1).

Nach ihrer Ablösung vom Ovar passieren die Eier den Ovidukt. Die Besamung¹ erfolgt innerlich, wahrscheinlich beim Eintritt in die proximale Partie des untersten Oviduktabschnittes (Kapseldrüse, „Uterus“), welche die Spermien in einer ventralen Falte enthält. Im Eikern werden zum Besamungszeitpunkt die noch sehr schwach nukleinierten Chromosomen der Meiose-Prophase (Diplotän) sichtbar. Der Besamung folgt so-

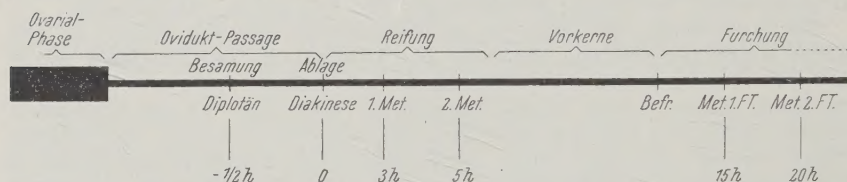


Abb. 1. Räumliche und zeitliche Ordnung der frühen Entwicklungsphasen der *Murex*-Normalkeime mit approximativen Zeitangaben. — Diese Folge der Prozesse in Normalkeimen gilt allgemein für stenoglosse Prosobranchier mit und ohne Nähreier-Entwicklung.

fort die Bildung der hornigen Kapsel, die die Eiportion umschließt. Die meiotischen Teilungen werden erst nach Ablage und Härtung der Kapsel durchgeführt. Zwischen chromosomaler Reifung und Furchungsbeginn bilden sich die Pronuclei aus den Gametenkernen. Der männliche Vorkern wandert gegen den animalen Pol, wo im gleichzeitig gebildeten Polplasma der weibliche Pronucleus liegt. Dem Kontakt der Vorkerne und der Befruchtung folgt sofort die erste Furchungsteilung².

a) Besamung und Verhalten der Vorkerne.

Von grundlegender Bedeutung für die Kenntnis aller folgenden Entwicklungsprozesse an den Nähreiern von *Murex* ist die Tatsache, daß *sämtliche Eier normal besamt* werden. Besamungsart und Besamungszeitpunkt stimmen für beide Entwicklungstypen (Nähreier und Normalkeime) völlig überein. Zur Besamung — in der großen Mehrzahl der Fälle monosperm — gelangen ausschließlich die typischen Elemente. Das Eindringen

¹ Unter *Besamung* wird im folgenden das Eindringen des Spermakernes ins Ei verstanden. *Befruchtung* bezeichnet einzig die Vereinigung der beiden Vorkerne am animalen Pol und der väterlichen und mütterlichen Chromosomen zur diploiden ersten Furchungsteilung.

² Die Befruchtung folgt dem zweiten (*Ascaris*-)Typ des Verhaltens (WILSON, 1928), d. h. keine „Fusion“, sondern Kontakt gleich großer Vorkerne mit bereits prophasisch ausgebildeten Chromosomen.

der Spermien erfolgt normalerweise in der Umgebung des vegetativen Poles, in betr chtlicher Entfernung vom Eikern. Die Gestaltsver nde-

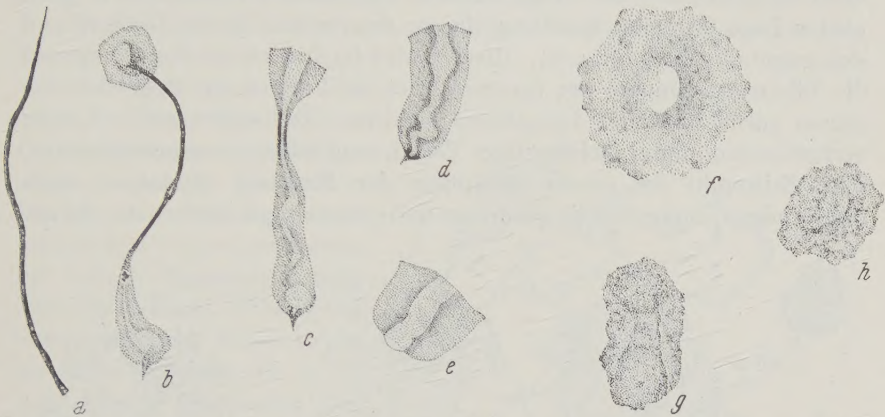


Abb. 2. Erste Phase der Gestaltsver nderungen am Spermakern nach der Besamung. Entsprechende Eikernstadien: a Diplot n; b Diakinese; c, d, e Prometaphase; f, g sp te erste Metaphase; h zweite Anaphase. Orcein; Vergr. 1500.

rungen, die anschlie end am eingedrungenen Spermakern ablaufen, lassen sich zweckm  ig in zwei Phasen gliedern, denen physiologisch verschiedenwertige Perioden der gleichzeitigen Eikernreifung entsprechen.

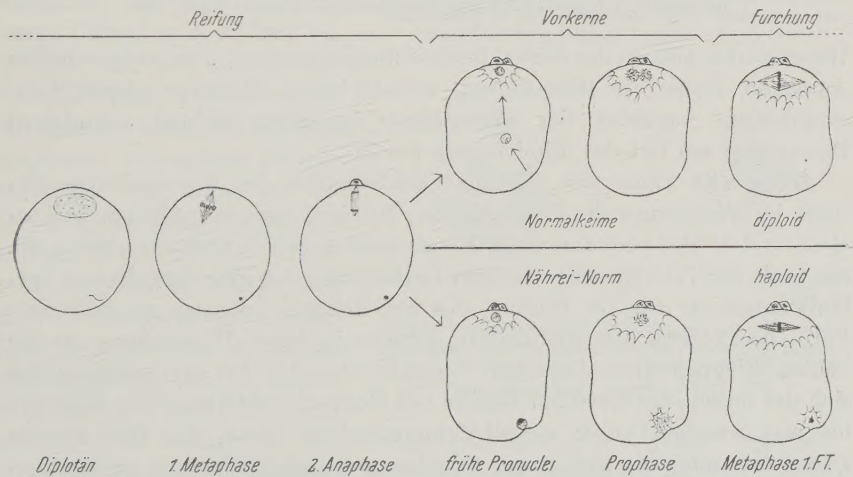


Abb. 3. Schema des dimorphen Verhaltens der Gametenkerne in Normalkeimen und in der N herei-Norm von *Murex trunculus*.

Die erste Phase dieser Gestaltsver nderungen (Abb. 2) kommt w hrend der meiotischen Teilungen des Eikernes zum Ablauf. Der Spermakern zeigt im entsprechenden Zeitraum identisches Verhalten in pr sumtiven

Nähreiern und in Normalkeimen (Abb. 3). Eine Klassierung der Eier nach den beiden Entwicklungstypen ist somit bis zum Ende dieser Phase nicht möglich³. — Der langgestreckte Spermakern durchläuft in peripherer Lage erst eine Quellung, die an den beiden Enden beginnt und sich gegen die Mitte fortsetzt. Hierbei wird im Innern des Kernes ein auf die Bildungsgeschichte des Spermakernes im Verlauf der Spermiogonogenese zurückführbarer Längskanal sichtbar. Der entstehende Körper verliert sodann unter gleichzeitiger Verkürzung seine homogene Struktur. Zum Zeitpunkt der ersten Metaphase der Eireifung nimmt er einen ringförmigen, unregelmäßig gekörnten und etwas aufgelockerten Aspekt an.



Abb. 4. Zweite Phase der Gestaltsveränderungen am Spermakern der Nährei-Norm, bis zur prophasischen Kondensation (Pronucleusbildung). Orcein; Vergr. 920.

Während des Ablaufs der beiden Reifeteilungen gewinnt er ein pyknotisches Aussehen, wobei die Ringöffnung verschwindet. Während dieser Umwandlungen verbleibt der Spermakern in einer kleinen peripheren Plasmalage am Ort des Eindringens ins Ei.

Die zweite Phase der Gestaltsveränderungen des Spermakernes besteht im Wachstum des pyknotischen Körpers zum männlichen Pronucleus und in der prophasischen Kondensation seiner Chromosomen. Sie setzt mit der Telophase der zweiten Reifeteilung des Eikernes ein und verläuft synchron mit der Bildung des weiblichen Vorkernes am animalen Pol. Die Prozesse am Spermakern nehmen in dieser Phase einen für die beiden Eitypen divergierenden Verlauf (Abb. 3). Im Normalkeim löst sich der männliche Kern bei Beginn der Pronucleusbildung vom Eicortex los und wandert unter steter Volumzunahme durch die Dottermasse gegen den animalen Pol, wo er mit dem weiblichen Vorkern zusammentrifft zur Bildung einer diploiden Furchungsmetaphase. Der im Nährei gebildete männliche Pronucleus hingegen verbleibt am Besamungsort in

³ Die Vorgänge an den Eiern und ihren Spermakernen während dieser Reifungsphase stimmen überein mit jenen in den normal sich entwickelnden Eiern voll fertiler Arten, z. B. des Muriciden *Ocenebra erinaceus*.

der vegetativen Hennisphäre. Er durchgeht sämtliche Stadien der Prophase an Ort und Stelle und degeneriert schließlich, ohne mit dem gleichzeitig sich bildenden weiblichen Pronucleus verschmelzen zu können.

Die zeitlich erste Manifestation der Nährei-Sterilität besteht so im Unvermögen des männlichen Kernes zur Wanderung an den animalen Pol. Trotz dieser Immobilisierung durchläuft er einen organisch geordneten Prozeß zur Bildung eines männlichen Pronucleus, dessen cytologische Zustände übereinstimmen mit den Phasen des entsprechenden Eikernes im animalen Plasma (Abb. 4, 5). Am dichten Chromatin des pyknotischen Spermakörpers erfolgt erst die Umwandlung eines Kernes vom telophasischen in den interphasischen Zustand. Hieran schließt fortschreitende prophasische Kondensation und Entknäuelung seiner Chromosomen. Der Nukleolus wird erst als chromatinfreier Raum im Innern des Kernes und später als schwach färbbarer homogener Körper sichtbar. Am animalen Pol treten gleichzeitig die prophasischen Elemente des weiblichen Pronucleus zutage. Mit dem Verschwinden seiner Membran tritt die erste Furchungsspindel auf, in welche sich die weiblichen Chromosomen ohne vorherige Fusion der Vorkerne einzuordnen beginnen.

Abb. 5 zeigt den vegetativ liegenden männlichen Pronucleus im Zustand der maximalen Kondensation seiner Chromosomen. Die schwach spiralisierten Elemente liegen frei und regellos im Kernraum. Der Nukleolus erscheint nun regelmäßig in den Längsverlauf seines SAT-Chromosoms eingeschaltet.

Mit dem Kondensationszustand der Abb. 5 hat der geordnete Prozeß



Abb. 5. Männlicher Pronucleus mit maximal kondensierten Chromosomen am vegetativen Pol eines Nähreies. Entsprechendes Eikernstadium: frühe Metaphase der ersten Furchungsteilung. Orcein; Vergr. 1700.

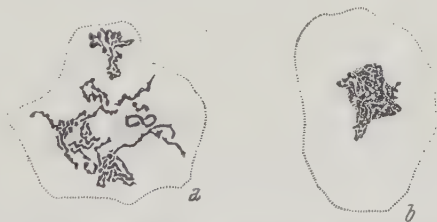


Abb. 6. Verklumpung der Chromosomen des männlichen Pronucleus im Nährei der Norm. Entsprechende Eikernstadien: a mittlere, b späte Metaphase der ersten Furchungsteilung. Orcein; Vergr. 920.

am männlichen Pronucleus seinen Abschluß gefunden. Der zugehörige Eikern findet sich regelmäßig in früher erster Furchungsmetaphase vor (Centromeren in den Spindeläquator eingeordnet, die Enden der noch wenig verkürzten Chromosomen ragen heraus). Den Übergang zur späten Metaphase begleitet ein plötzlicher Degenerationsprozeß des männlichen Vorkerns am vegetativen Pol (Abb. 6). Seine Chromosomen verklumpen und ergeben den pyknotischen Körper der Abb. 6 *b*, der noch in spätesten Stadien — nach längst erfolgter Furchungsarretierung der Nähreier — in der ursprünglichen Lage färberisch nachweisbar bleibt.

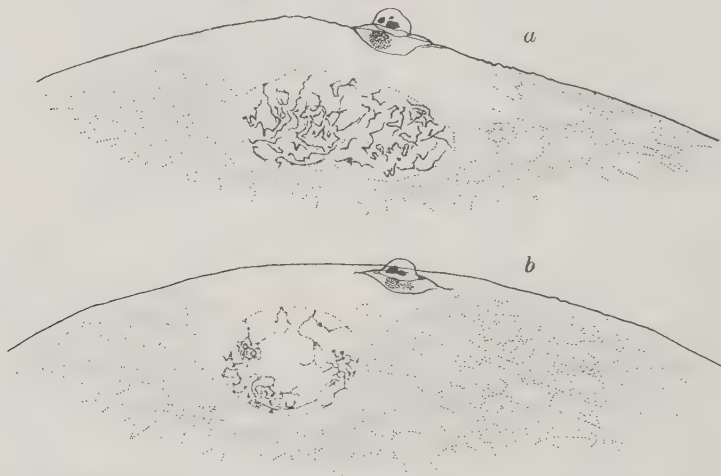


Abb. 7. Animaler Pol *a* des Normalkeimes mit männlichem und weiblichem Pronucleus, *b* des Nähreies der Norm mit weiblichem Vorkern. In *b* liegt der männliche Pronucleus am vegetativen Pol des Eies. Orcein; Vergr. 250.

Der maximale Kondensationszustand der Abb. 5 ist von Bedeutung für die Kenntnis der Chromosomenzahl der Art. Mehrere Arbeiten über die Spermatogenese von *Murex trunculus* führen Haploidzahlen an, die sich zwischen 12 und 18 bewegen; zwei Autoren (TUZET, 1930; CAPUIS, 1942) bestimmen sie als 14. Die erste Metaphase der Eikernreifung weist hingegen regelmäßig 35 Bivalente auf (STAIGER, 1950a). An den männlichen Pronuclei in Nähreiern läßt sich beweisen, daß die Chromosomenzahl der Spermien mit jener der Eier übereinstimmt; in allen eindeutigen Fällen wurden 35 Elemente aufgefunden. Die Angaben der Spermatogeneseautoren beruhen somit auf Irrtum.

Die alternativen Bedingungen am animalen Pol der beiden Entwicklungstypen sind in Abb. 7 einander gegenübergestellt. Das Nährei weist einen einzigen (weiblichen) Pronucleus auf; im präsumptiven Normalkeim desselben Alters zeigen sich ein weiblicher und ein männlicher Vorkern in engstem Kontakt. Die resultierenden ersten Furchungsmetaphasen sind haploid bzw. diploid.

Die weiblichen Vorkerne stimmen in ihrem Verhalten in beiden Entwicklungstypen vollkommen überein. Die männlichen Pronuclei zeigen in Normalkeimen und in Nähreiern nur unwesentlich divergierende Bilder. Im voll entwicklungsfähigen Keim durchläuft der männliche Geschlechtskern sein Wachstum zur Hauptsache im Plasma der animalen Hemisphäre. Er wird größer und von blasigerem Aspekt als die entsprechenden Vorkerne in den Nähreiern. Diese Unterschiede dürfen den verschiedenen polaren Bedingungen (animal: Plasma: vegetativ: Dotter) zugeschrieben werden.

b) Furchung.

Das Spermaverhalten im Nährei bestimmt zugleich das Hauptmerkmal der anschließenden Furchung. Da der männliche Pronucleus am vege-

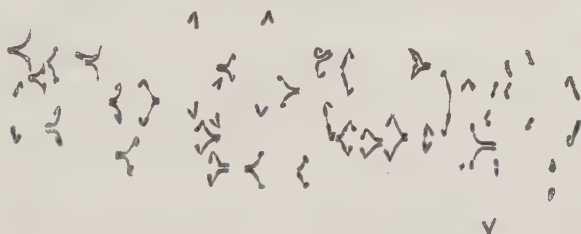


Abb. 8. Haploides Nährei, frühe Anaphase der ersten Furchungsteilung. Orcein; Vergr. 1500.

tativen Pol des Eies degeneriert, müssen weitere Entwicklungsvorgänge vom Eikern allein bestritten werden. Eine numerische Regulation der weiblichen Chromosomen nach der Reduktion tritt nicht ein; die entstehenden Blastomeren sind somit durch den Besitz haploider Kerne gekennzeichnet. *Die Furchung der Murex-Nähreier ist eine frühzeitig arre-*tierte, *haploid-merosperme Parthenogenese*⁴.

Der Zusatz der Merospermie ist notwendig, da das Eindringen des Spermiums für den geregelten Ablauf des Nähreier-Prozesses unerlässlich ist. Unbesamte Eier vollenden ihre Reifung auf normale Art und Weise und bilden die metaphasisch kondensierten Chromosomen der ersten Furchungsteilung aus. Eine Furchung kommt jedoch bei Besamungsausfall nie in Gang. Dem Spermakern fällt eine entwicklungsstimulierende Rolle zu. Möglicherweise wirkt der Besamungsreiz im Sinne einer Orientierung der ersten Furchungsspindel.

⁴ *Diploid-merosperme Parthenogenese* (diploide Gynogenese) fertiler Eier ist von verschiedenen Autoren (KRÜGER, 1913; BĚLAŘ, 1924) bei gewissen *Rhabditis*-Arten als fixiertes Verhalten festgestellt worden; der diploide Chromosomenbestand wird durch Ausfall der zweiten Reifeteilung aufrecht-erhalten, der eingedrungene Spermakern degeneriert meist in pyknotischem Zustand und bildet nur in seltenen Fällen einen Pronucleus aus. Bei Planarien wurde eine *haploid-merosperme Parthenogenese* beschrieben (BENAZZI, 1950; LEPORI, 1949), wobei jedoch die Frage der numerischen Regulation offen bleibt.

Die *Frühentwicklung der Normaleier*, deren Hauptmerkmale voranzustellen sind, befolgt den für Gastropoden verbindlichen Gang der



Abb. 9. Haploides Nährei, Anaphase der zweiten Furchungsteilung. Animales Plasma in Ansicht vom animalen Pol. Orcein; Vergr. 180.

Spiralfurchung in einer Modifikation für dotterreiche Eier. Der erste Teilungsschritt ergibt ein zweizelliges Stadium mit den stark ungleichen



Abb. 10. Haploides Nährei, dritte Furchungsteilung. Bildung des ersten Mikromerenquartettes. Orcein; Vergr. 180.

Zellen *AB* und *CD*. Die zweite Teilung verläuft rechtwinklig zur ersten; sie sondert die große Dotternakromere *D* von den kleineren Makromeren *A*, *B* und *C*, welche am animalen Pol der *D*-Zelle aufsitzen. In weiteren Teilungsschritten wird eine apikale Mikromerenkappe ge-

bildet, die über die Makromeren vordringt und schließlich den Keim epibolisch unwächst. — Da die Normalkeime im Furchungsverlauf keine Abweichungen gegenüber der Norm zeigen, muß hier auf die Literatur zur Embryonalentwicklung der Prosobranchier verwiesen werden (CONKLIN, 1897, 1907; KORSCHULT und HEIDER, 1936).

Die *Furchung der haploiden Nöhreier* vollzieht sich bis zur Arretierung in Übereinstimmung mit jener der Normalkeime. Die folgende Darstellung beschränkt sich auf einige typische Stadien, welche die Regelmäßigkeit

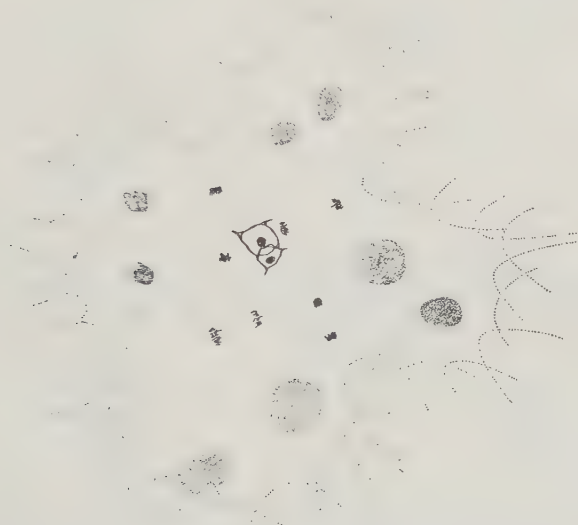


Abb. 11. Haploides Nöhrei, Übergang vom 12- ins 16zellige Stadium. Bildung der primären Trochoblasten. Die Zellgrenzen sind nicht berücksichtigt. Orcein; Vergr. 190.

keit der Zellfolge mit dem Wechsel zwischen leiotropen und dextiotropen Furchungsteilungen aufzeigen sollen. Als geregelte Furchung steht der Nöhreier-Prozeß von *Murex* zugleich in *deutlichem Kontrast zu den cytologisch und morphologisch unregelmäßigen Vorgängen an den Nöhreiern anderer Arten* (*Purpura*, *Fasciolaria*, *Buccinum*).

Die erste Furchungsteilung führt zum Zweizeller mit den stark ungleichen Blastomeren *AB* und *CD*. In den frühen anaphasischen Zuständen tritt das normale Chromosomenverhalten mit der etwas verspäteten Trennung der größeren Elemente deutlich zutage (Abb. 8). Die Auszählung von Meta- und Anaphasen der ersten Furchungsteilung ergibt 35 Chromosomen, in Übereinstimmung mit der Haploidzahl in den vegetativ liegenden männlichen Vorkernen.

Im zweiten Teilungsschritt verlaufen die Mitosespindeln parallel zur Richtung der ersten Furche (Abb. 9). Er sondert die große *D*-Makromere

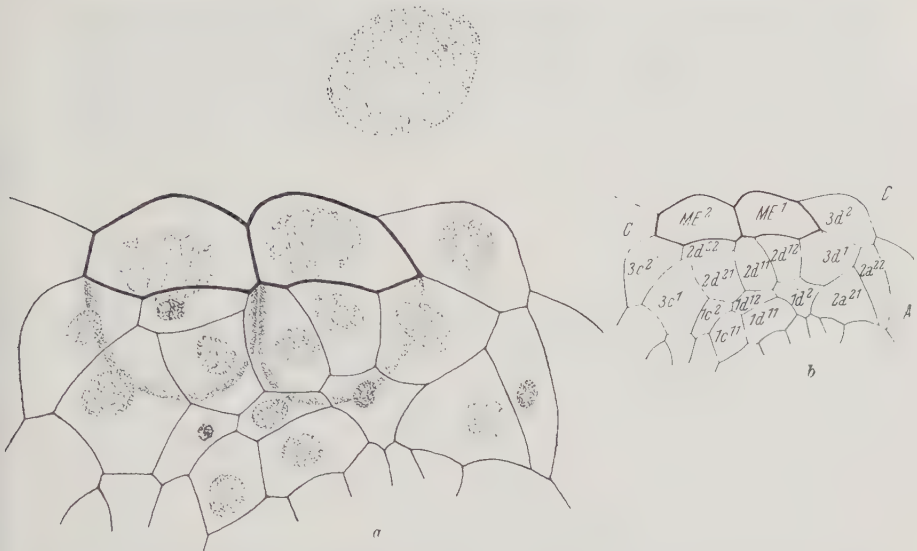


Abb. 13. a) Haploides Nöhrei, D-Quadrant nach der ersten Teilung der Mikromere 4d. Die peripheren Grenzen der Mesentoblasten hervorgehoben. Orcein; Vergr. 260. — b) Bezeichnung der Blastomeren (nach CONKLIN 1897); nur die Zellgrenzen berücksichtigt.

Besondere Beachtung verdient das *abweichende Verhalten der Mikromere 4 d*, welches beim spiraligen Furchungstyp die Stammzelle des Mesoderms und der Enteroblasten auszeichnet. In den Nöhreiern von *Murex* vollzieht sich kurz vor der Sistierung der Entwicklung die Bildung der (haploiden) primären Mesoblasten auf gastropodentypische Art und Weise und nach demselben Modus wie in diploiden Normalkeimen (Abb. 12—17).



Abb. 14. Haploides Nöhrei, D-Quadrant mit den inneren Mesentoblasten in Metaphase. In der links gelegenen Metaphase sind 35 Chromosomen zählbar. Orcein; Vergr. 250.

Die leiotrope vierte Teilung der D-Zelle (in Abb. 12 in Metaphase) eilt den entsprechenden Teilungen der Makromeren A, B, C weit voraus. Die plasmareiche 4 d-Mikromere (Mesentoblast) sinkt etwas ab und schiebt sich im C-D-Sektor unter die Mikromeren des zweiten Quartettes ein. In

dieser Lage werden in rascher Folge mehrere Teilungen durchgeführt. Die erste nimmt tangentialen Verlauf; sie führt zur Bildung der beiden Zellen ME^1 und ME^2 , die etwas vertieft am Rande der Ektomerenkappe zu liegen kommen (Abb. 13). Die weiteren Mitosen erfolgen radial in Richtung auf die Eiachse zu (Abb. 14). Deren axiale Tochterkerne schie-

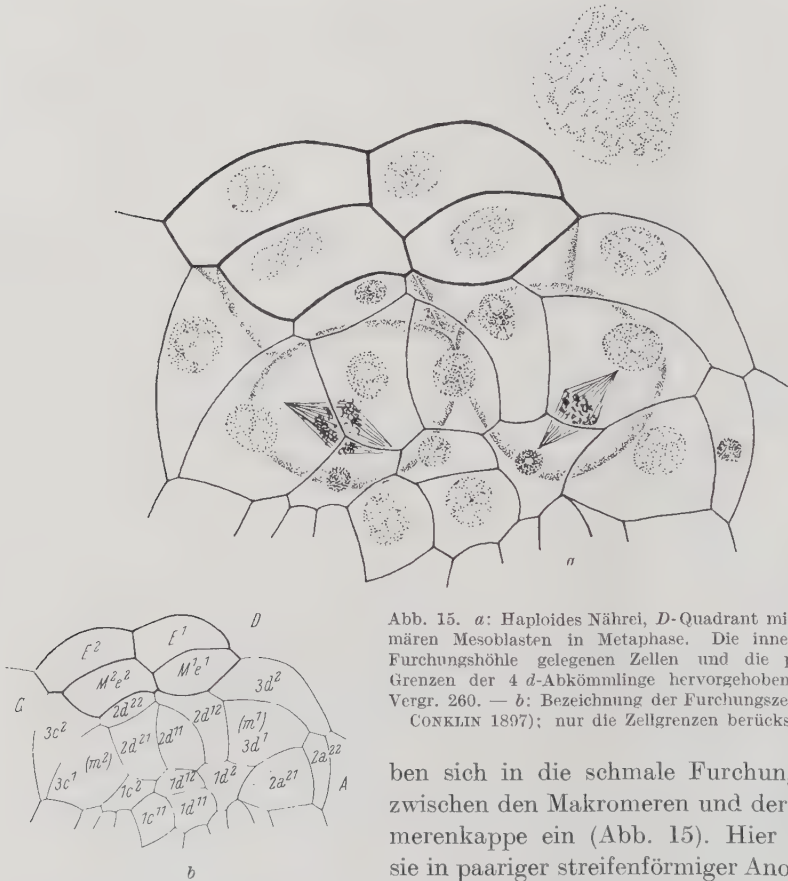


Abb. 15. a: Haploides Nährei, D-Quadrant mit den primären Mesoblasten in Metaphase. Die innerhalb der Furchungshöhle gelegenen Zellen und die peripheren Grenzen der 4 d-Abkömmlinge hervorgehoben. Orcein; Vergr. 260. — b: Bezeichnung der Furchungszellen (nach CONKLIN 1897); nur die Zellgrenzen berücksichtigt.

ben sich in die schmale Furchungshöhle zwischen den Makromeren und der Mikromerenkappe ein (Abb. 15). Hier bleiben sie in paariger streifenförmiger Anordnung bis zu einem Stadium von je drei Zellen

sichtbar. In den folgenden Teilungen breiten sich die Mesoblasten flächenförmig in der Furchungshöhle aus (Abb. 16). Die nach außen abgegebenen, an der Eioberfläche teilhabenden Teilungsprodukte der beiden Zellstränge beteiligen sich im normalen Furchungsverhalten als Enteroblasten am Aufbau der Mitteldarmwand. — Inzwischen sind auch die übrigen Zellen des vierten Quartettes gebildet worden ($\pm a$, $\pm b$, $\pm c$, Abb. 16). Durch weitere Teilungen der Mikromeren des ersten und des zweiten Quartettes bildete sich ferner die charakteristische kreuzförmige Anordnung der Furchungs-

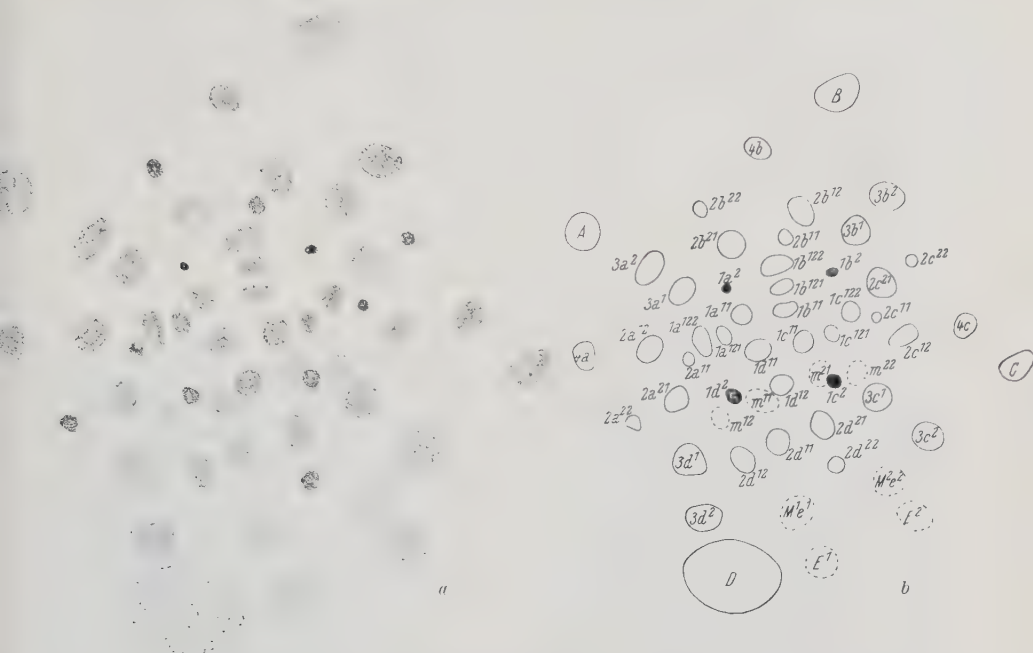


Abb. 16. a: Haploides Nöhrei, Kernkonfiguration nach Abschluß der Furchung. Orcein; Vergr. 150. — b: Bezeichnung der Furchungskerne; primäre Trochoblasten schwarz, Abkömmlinge der 4 d-Zelle (nach CONKLIN 1897 benannt) mit unterbrochenen Konturen.

zellen mit Zentrum am animalen Pol (*Molluskenkreuz*, Abb. 17).

In den späten Furchungsstadien wird der Kontrast zwischen haploiden Nöhreiern und diploiden Normalkeimen besonders deutlich. Die Abb. 18/19 zeigen die übereinstimmenden Kernmuster der beiden Entwicklungstypen. Die Furchungskonfigurationen unterscheiden sich im Chromatinreichtum entsprechender Kerne. Daneben ergibt sich aus dem Bisherigen als ein weiteres Unterscheidungsmerkmal das Fehlen oder Vorhandensein eines degenerierten Spermakernes in der vegetativen Hemisphäre.

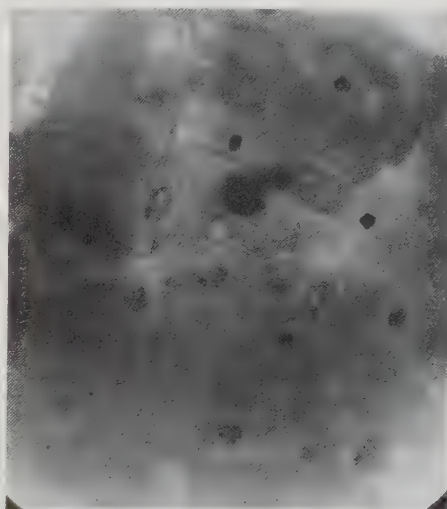


Abb. 17. Haploides Nöhrei, Zellgrenzenkonfiguration nach Abschluß der Furchung (*Molluskenkreuz*). Polkörper etwas exzentrisch gelegen. In den Interradien die primären Trochoblasten. D-Quadrant unten. Orcein; Vergr. 290.

Mit der Bildung des vierten Mikromerenquartettes hat die Furchung der haploiden Eier ihren Abschluß gefunden. Im Arretierungsstadium umfaßt die Furchungskonfiguration 54 bis 58 Zellen; die letzten noch ablaufenden Mitosen sind jene der mesoblastischen Abkömmlinge von 4*d*. Die anschließenden Vorgänge sind rein degenerativer Natur. Die Furchungskerne zerfallen, die Blastomeren lösen sich teilweise los unter Verklumpung der Nähreier.

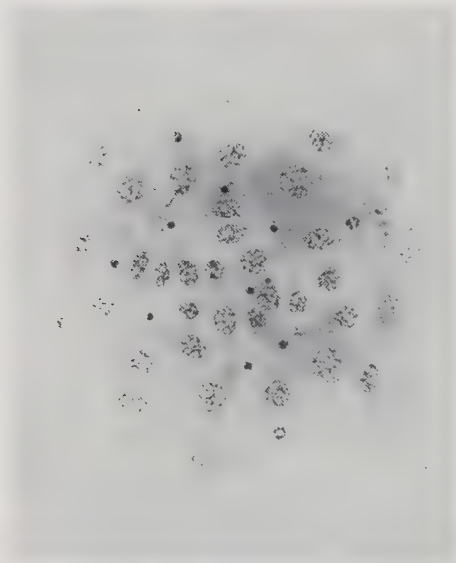


Abb. 18.

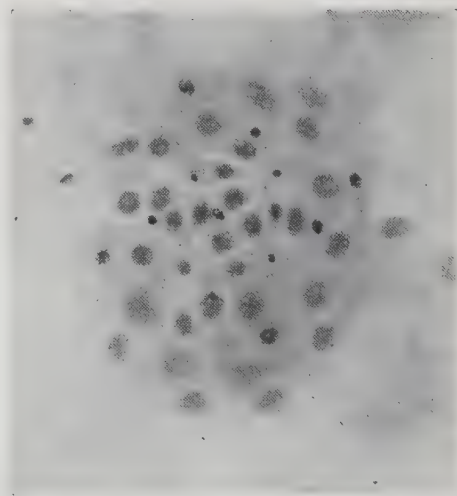


Abb. 19.

Abb. 18 und 19. Kernkonfigurationen der beiden Entwicklungstypen, vom animalen Pol gesehen. 18: haploides Nährei nach Arretierung, die Kerne bereits in Degeneration. Vergr. 140. 19: diploider Normalkeim; links die Anaphase zur Bildung von 4*a*, unten der *D*-Quadrant. Vergr. 120. — Orcein.

Die Erschöpfung der mitotischen Aktivität äußert sich oft bereits in den abschließenden Furchungsstadien, zum Zeitpunkt der Mesoblastbildung. In späteren Mitosen erfolgt die prophasische Kondensation sehr unregelmäßig; Meta- und Anaphasen sind verklumpt und die Chromosomen nicht mehr distinkt erkennbar. In den Ruhekernen ballt sich die färbbare Substanz innerhalb des Kernraumes in einem groben Netz zu größeren oder kleineren Komplexen zusammen. — Im Zeitpunkt der Äußerung der Degeneration bestehen weitgehende Unterschiede von Ei zu Ei. Die Furchung nimmt jedoch auch bei früherer Manifestation der Erschöpfung bis zur Bildung des vierten Mikromerenquartettes normalen Verlauf.

2. Varianten der Nähreier-Cytologie.

Die bisherige Darstellung wählte aus den Vorgängen an den Nähreiern jene aus, welche für die Majorität der Nähreier zutreffen und dadurch eine

Nährei-Norm bestimmen. Im folgenden müssen die *cytologischen Varianten der Näreier* zur Besprechung gelangen, deren Kenntnis für die Diskussion der Sterilitätsursache von Bedeutung ist.

Die Varianten der Näreier treten zusammen mit den typischen Näreiern in denselben Eikapseln auf. Ihre Häufigkeit entspricht größten-



Abb. 20. Animaler Pol eines Näreies. Frühe (rein mütterliche) Metaphase der ersten Furchungsteilung mit den verklumpten Chromosomen des männlichen Vorkernes am Rand der Furchungsspindel. Karmin; Vergr. 200.

ordnungsmäßig der Normalkeim-Rate. Gegenüber der Norm der Näreier lassen sie sich allgemein durch ein abweichendes Sterilitätsverhalten der Gameten-Pronuclei, vor allem des männlichen Vorkernes, charakterisieren. Im Närei der Norm befindet sich der Sperma-Pronucleus zum



Abb. 21. Animaler Pol eines Zweizellers in Meta-Anaphase der zweiten Furchungsteilung; verklumptes männliches Chromatin neben der Metaphasenplatte der CD-Zelle. Karmin; Vergr. 200.



Abb. 22. Frühe Anaphase einer Makromere der dritten Furchungsteilung mit verklumptem männlichem Chromatinkörper. Orcein; Vergr. 1400.

Zeitpunkt der maximalen Nukleinsation seiner Chromosomen an der Peripherie der vegetativen Hemisphäre. Die Varianten der Näreier zeigen hingegen den männlichen Vorkern rechtzeitig im animalen Plasma und in Kontakt mit dem Eikern.

In den Näreier-Varianten gelten somit dieselben Ausgangsbedingungen der Furchung wie in Normalkeimen. Die Gegenüberstellungen der Abb. 3 sind nicht umkehrbar. *Die animale Lage des männlichen Pronucleus ist keine hinreichende Bedingung zur Entstehung eines voll entwicklungs-fähigen Keimes.*

Die wichtige Frage nach der Vorgeschichte der Sperma-Pronuclei in den Varianten kann nicht eindeutig beantwortet werden. Für das Zustandekommen ihrer animalen Lage ergeben sich zwei Möglichkeiten:

1. Die Besamung erfolgte am animalen Pol. Animale Besamung kann ausnahmsweise eintreten; sie ist an der animalen Lage des Spermakernes vor Ablauf der ersten Reifeteilung des Eikernes zu erkennen.

2. Die Besamung erfolgte am vegetativen Pol; der männliche Vorkern zeigt normales Wanderungsverhalten, die Sterilitätsursachen kommen erst später — im Befruchtungszeitpunkt — zur Geltung.

Wahrscheinlich sind beide Möglichkeiten realisiert. Ein Indiz für das Bestehen der zweiten ergibt sich aus folgendem Umstand: die vegetativen männlichen Vorkerne der Nährei-Norm bleiben in ständigem Kontakt mit der

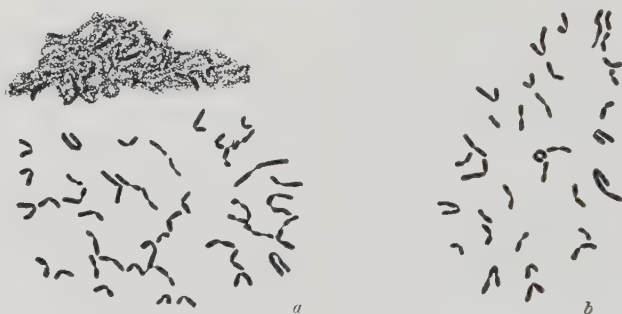


Abb. 23. Zwei Metaphasen der zweiten Furchungsteilung eines Nähreies. *a*: hyperhaploide Metaphase der *AB*-Zelle mit dem am Rand gelegenen männlichen chromatischen Körper. *b*: haploide Metaphase der *CD*-Zelle. Karnin; Vergr. 1500.

Eirinde, an der sie wie angeheftet erscheinen; das Ei zeigt an dieser Stelle eine deutliche Einbuchtung. Die animalen Vorkerne der Varianten sind demgegenüber in der Regel frei von Kontakt mit dem Eicortex; die Kernverschmelzung erfolgt in einiger Entfernung von der Peripherie. Das kann im Sinne eines freien Wanderns der betreffenden männlichen Vorkerne interpretiert werden.

Die Eier der cytologischen Varianten sind einheitlich durch die oben erwähnten Ausgangsbedingungen gekennzeichnet. Das weitere Verhalten ist von Fall zu Fall verschieden. Nach den Merkmalen der anschließenden Furchung lassen sich zweckmäßig drei Kategorien unterscheiden:

1. Die Chromosomen des männlichen Pronucleus verklumpen in animaler Lage. Die entstehende Furchungskonfiguration wird nicht beeinflusst; die Blastomeren sind haploid.

2. Die Befruchtung erfolgt verspätet, d. h. wird mit einem (haploiden) Furchungskern nach der ersten, zweiten oder einer späteren Furchungsteilung durchgeführt. Die resultierende Konfiguration ist in haploide und diploide Kernbezirke geschieden (haplo-diploides Furchungsmosaik).

3. Die Pronuclei verschmelzen normal. Die diploide Furchungskonfiguration ist regelmäßig oder in verschiedenem Grade gestört.

Alle Eier dieser drei Kategorien sind steril; die Entwicklungshemmung tritt in denselben Stadien ein wie in den haploiden Nähreiern der Norm. Die Einteilung in Kategorien kann lediglich als Klassifikation gelten. Die drei Klassen sind durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden und im Spermaverhalten nur graduell voneinander verschieden, wie im einzelnen ausgeführt werden soll.

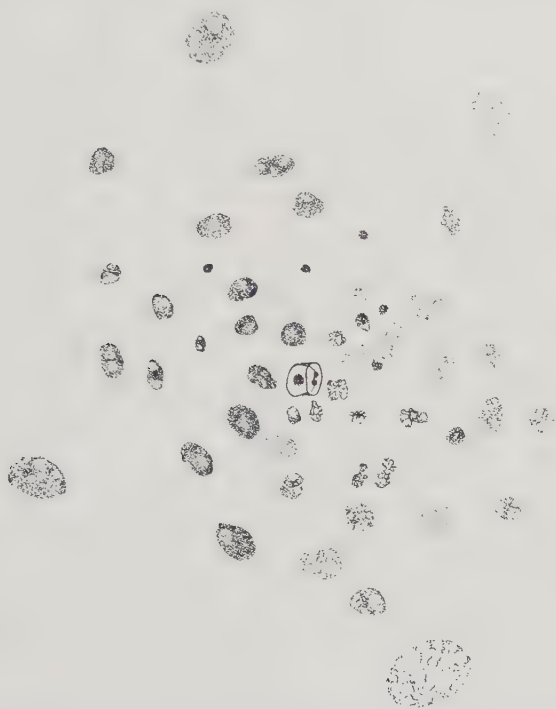


Abb. 24. Kernkonfiguration eines Halbseitenfurchungsmosaiks nach Arretierung. Die Kerne der haploiden C- und D-Quadranten sind bereits in Zerfall. Orcein; Vergr. 150.

1. Die *Verklumpung der väterlichen Chromosomen* ereignet sich in derselben Entwicklungsphase wie jene in Nähreiern der haploiden Norm. Sie geht etwas zögernder vor sich und gelangt in der Regel nicht zu dem stark pyknotischen Zustand, der für die vegetativ degenerierenden Pronuclei kennzeichnend ist (Abb. 20). Das weitere Verhalten des männlichen Chromatins ist in verschiedenem Grade passiv. In der ersten Furchungsspindel zeigen nur die Chromosomen des Eikernes das geregelte Teilungsverhalten. Der männliche Chromatinkörper kommt an den Rand der Metaphase, aber noch in den Spindelbereich zu liegen. Mit der einen der beiden Anaphasenplatten gelangt er in eine Tochterzelle, wo er in Kontakt mit dem Furchungskern verbleibt, ohne die interphasische Auflockerung

einzugehen (Abb. 21). Derselbe Vorgang wiederholt sich in den späteren Teilungen; die Centromeren der Spermachromosomen sind dabei noch partiell aktiv (Abb. 22). Der männliche Kern wird meistens in eine der vier Makromerenzellen eingeschlossen. Auf diese Weise wird er von der einen zur jeweils nächstfolgenden Zellgeneration weitergegeben. Das arretierte Ei zeigt ihn in etwas aufgelockertem Zustand in engem Kontakt mit einem Makromerenkern.

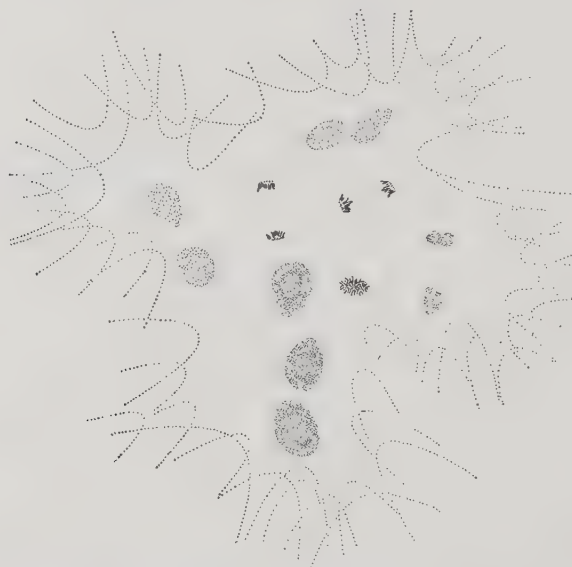


Abb. 25. Frühes Viertelmosaik mit diploidem *D*-Quadranten. Die Teilung der Zelle 1 *d* ist retardiert. Karmin; Vergr. 310.

In den meisten Fällen ist die animale Verklumpung des männlichen Vorkernes keine vollständige; ein Teil seiner Chromosomen kann in eine der frühen Furchungsmetaphasen aufgenommen werden. Auf diese Weise entstehen heteroploide Keime mit variabler Chromosomenzahl, oder Eier mit *Blastomerenregionen verschiedener numerischer Konstitution*. Die Bildung der letzteren ist besonders in den Frühstadien nachweisbar (Abb. 23).

2. Zu den *Furchungsmosaiken* leiten die Fälle partieller Verklumpung der männlichen Chromosomen über. Werden in sukzessiven Furchungsteilungen verschiedene männliche Chromosomen in die Kerne aufgenommen, so resultieren konstitutionell verschiedene Blastomeren, also Furchungsmuster von Mosaikcharakter. In typischen Eiern der zweiten Kategorie wird die Befruchtung infolge leichter Verklumpung hinausgezögert, aber später mit einem Blastomerenkern vollständig durchgeführt. Erfolgt sie mit einem Furchungskern im Zweizellstadium, so entsteht

eine Konfiguration mit einer haploiden und einer diploiden Hälfte (Abb. 24). Entsprechend führt Verschmelzung im Vierzellstadium zur Bildung eines Viertelmosaiks mit einem diploiden und drei haploiden Quadranten (Abb. 25). Das bei den Eiern der ersten Kategorie Gesagte gilt prinzipiell auch hier; bei sukzessiver partieller Aufnahme väterlicher Chromosomen in die Furchungskerne bilden sich Eier von heteroploid-diploider Konstitution, die von den reinen haplo-diploiden Mosaiken nicht scharf zu trennen sind.

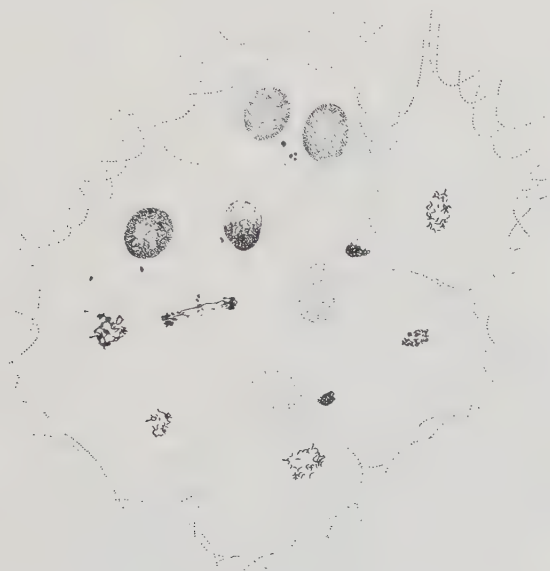


Abb. 26. Halbseitenfurchungsmosaik mit Chromosomeneliminationen. 2 subdiploide, 2 haploide Quadranten. Orcein; Vergr. 210.

Eine Modifikation des Mosaikverhaltens entsteht durch *Elimination* einzelner (offenbar väterlicher) Chromosomen im diploiden Bereich. Den Eliminationsmosaikern geht vollständige Fusion des männlichen Kernes mit einem weiblichen Furchungskern voraus. Die Anaphasen der darauffolgenden Mikro- und Makromerenteilungen zeigen Bildung von Chromatinbrücken zwischen den Tochterpolen, nachhinkende und im Teilungsäquator liegenbleibende Chromosomen. Ferner können einzelne Elemente bereits bei der Einordnung in die Spindel verlorengehen (Abb. 26, 27). Auf diese Weise werden die Chromosomenbestände der Kerne des ursprünglich diploiden Bereiches auf verschiedene subdiploide Zahlen reduziert. Die Eliminationen wiederholen sich bei der Mehrzahl der Mitosen, so daß in den Kernen sukzessiver Zellgenerationen gradweise erniedrigte Chromosomenzahlen entstehen. Die eliminierten Chromosomen werden jeweils in eine Tochterblastomere des subdiploiden Bezirkes eingeschlossen.

Der *Kondensationszyklus* der väterlichen Chromosomen ist in reinen Furchungsmosaiken nicht gestört. Prophasische Nukleolinisation und interphasische Auflockerung erfolgen augenscheinlich normal. In Mosaik-



Abb. 27. Meta- und Anaphasen aus dem subdiploiden Bereich von Furchungsmosaiken mit Eliminationen. *a*: Anaphase der Bildung von 4*d*. Vergr. 770. *b*: Anaphase der dritten Furchungsteilung. Vergr. 480. *c*: Telophase einer Mikromerenmitose. Vergr. 480. — Orcein.

keimen mit Eliminationen im diploiden Bereich finden sich ebenfalls regelmäßige Interphasenkerne; hingegen verläuft die Kondensation während der Prophase stark abnorm, wie den Anaphasenbrücken zu entnehmen ist.

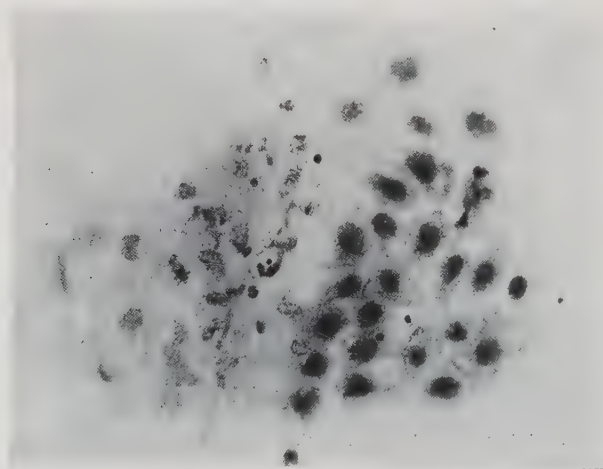


Abb. 28. Halbseitenfurchungsmosaik, Kernkonfiguration vom animalen Pol gesehen. Die Kerne der haploiden Hälfte bereits zerfallen, die diploide Region überschreitet das Arretierungsstadium der haploiden. Orcein; Vergr. 120.

Im Kondensationsverhalten der Chromosomen männlicher Vorkerne unterscheiden sich die Furchungsmosaik- von den unter 1. angeführten Eiern, wo die interphasische Auflockerung nicht mehr durchgeführt werden kann.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß in den Furchungsmosaikern auch bei stärkster Mitosestörung der Gang der Spiralfurchung im allgemeinen beibehalten wird. Die Kernkonfigurationen stimmen in beiden Konstitutionsbezirken prinzipiell überein. In der Regel wird die Mesoblastdetermination, unbekümmert um den Chromosomenbestand des *D*-Quadranten, normal durchgeführt. Der Unterschied der numerischen Konstitution äußert sich lediglich in einer geringfügigen Retardation des diploiden oder subdiploiden Bezirkes gegenüber den haploiden Quadranten. In den späteren Stadien behält er die normale Struktur seiner Kerne noch bei, wenn die haploiden Quadranten bereits arretiert und ihre Furchungskerne zerfallen sind. Der Mosaikcharakter tritt dann besonders deutlich zutage. In einzelnen Fällen vermag der diploide Bezirk die für haploide Eier gültige Arretierungsphase bedeutend zu überschreiten (Abb. 28).

3. *Diploide Nähreier* weisen dieselbe Variationsbreite im Verhalten des väterlichen Chromatins auf wie die Furchungsmosaiken. Die diploide Furchung kann mit geregelter Ablauf bis zum Erschöpfungsstadium gelangen. In andern Eiern dieser Kategorie finden Chromosomeneliminationen im Verlauf der Furchungsteilungen statt, so daß analoge Bilder resultieren wie im diploiden Areal von Eliminationsmosaikern (Abb. 29). Beide Varianten zeigen cytologisch gegenüber den Furchungsmosaikern nichts Neues.

Oft ist in diploid-sterilen Eiern auch der Furchungsverlauf stark gestört. Sie bilden eine knopfförmig erhobene Gruppe großer Furchungszellen in unübersichtlicher Anordnung. In diesen treten neben zerstreuten oder eliminierten Chromosomen Polyasteren und fragmentierte Kerne auf.

Die obigen Ausführungen zeigen, daß die unter dem Sammelbegriff „Varianten“ zusammengefaßten Eier eine morphologisch sehr heterogene Klasse von Nähreiern darstellen. Sie lassen sich auf lediglich graduelle Unterschiede im Verhalten väterlicher Chromosomen zurückführen und

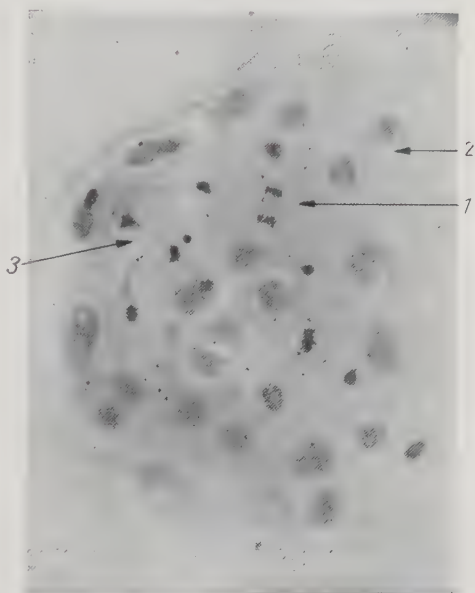


Abb. 29. Diploides befruchtetes Nährei mit gestörten Mitosephasen und Chromosomeneliminationen. 1 Anaphase mit Chromatinbrücken, 2, 3 entsprechende Telophasen (vgl. Abb. 27). Die verstreuten schwarzen Punkte sind eliminierte Chromosomen. Orcein-Vergr. 170.

können so nicht diskret verschiedenen Verhaltensmodi der entsprechenden Spermien und der Eier zugeordnet werden.

Allgemein ist festzuhalten, daß *cytologische Varianten neben einer Nährei-Norm regelmäßig und in den Laichen aller Individuen vorkommen*. Sie repräsentieren ein kennzeichnendes Merkmal der Nähreier-Morphologie von *Murex trunculus*. Darin unterscheiden sich die Varianten von verschiedenen aberranten Situationen einzelner seltener Laiche (z. B. Abnormitäten der ersten Reifeteilung, relativ häufiger Ausfall der zweiten Reifeteilung usw.), worin jeweils individuelle Dispositionen zum Ausdruck gelangen.

Tabelle 1.

Kapsel	Eier, total	Nährei-Norm	total Diploide	Mosaikkeime	animal verklump. Spermakern
<i>a</i>	511	458	23	12	18
<i>b</i>	505	462	20	17	6
<i>c</i>	423	396	12	8	7
<i>d</i>	463	417	17	17	12
<i>e</i>	413	390	9	9	5
<i>f</i>	491	460	17	9	5
Total ...	2806	2583	98	72	53

Tabelle 2

Kapsel	A	B	C	D	E	F
Eizahl, total	251	268	327	276	250	287
Nähreier	240	260	310	263	244	282
Normalkeime	11	8	17	13	6	5
Fertilitätsrate (%)	4,38	2,99	5,20	4,71	2,40	1,74
χ^2	0,437	0,296	2,393	0,971	1,044	2,864
<i>P</i>	>0,5	> 0,5	>0,1	>0,3	>0,3	>0,05

Durchschnittliche Fertilitätsrate der 16 Kapseln = 3,604%.

$$\chi^2 = 10,945 \quad n = 15 \quad P > 0,7$$

Tabelle 3

Kapsel	A	B	C	D	E	F
Eizahl, total	232	196	215	161	282	232
Nähreier	222	187	207	155	269	223
Normalkeime	10	9	8	6	13	9
Fertilitätsrate (%)	4,31	4,59	3,72	3,73	4,61	3,88
χ^2	0	0,037	0,183	0,135	0,060	0,106
<i>P</i>	>0,95	>0,8	>0,5	>0,7	>0,8	>0,7

Durchschnittliche Fertilitätsrate der 14 Kapseln = 4,314%.

$$\chi^2 = 4,097 \quad n = 13 \quad P > 0,99.$$

3. Statistische Ergebnisse.

Über die Häufigkeit der Nöhreier-Varianten läßt sich nichts Sicheres ermitteln. Tab. 1 gibt die Resultate der Auszählungen von sechs Kapseln eines Geleges wieder. Eine exakte statistische Bearbeitung der Häufigkeiten verbietet sich, da es nicht gelingt, gleichzeitig nach sämtlichen Verhaltensvarianten auszuwerten. Die Tabelle enthält unter „Diploide“ sowohl Normalkeime als auch diploide Nöhreier, die im betreffenden Stadium noch nicht auseinanderzuhalten waren. Sicher ist lediglich, daß mindestens 10% der Diploiden der sterilen Klasse angehörten. — Die letzte Rubrik der Tabelle führt die Nöhreier mit einem am animalen Pol verklumpenden Sperma-Pronucleus auf. Ihre Anzahl ist ebenfalls als etwas unsicher zu bewerten, da die Möglichkeit besteht, daß der Spermakern in einer Mikromere liegenbleibt und sich in diesen Fällen der Beobachtung entzieht. Die Tabelle kann so lediglich zeigen, daß die Häufigkeiten der Verhaltensvarianten unter sich und ferner mit der Rate der Normalkeime größenordnungsmäßig übereinstimmen.

Hingegen ist das *Verhältnis zwischen fertilen und sterilen Eiern* statistischer Bearbeitung zugänglich. Die Tab. 2 und 3 geben die Resultate der Auszählungen und statistischen Auswertungen zweier Gelege von *Murex trunculus* wieder. In beiden Fällen wurde die Fertilitätsrate einer größeren

(Gelege 1).

G	H	I	K	L	M	N	O	P	Q	Total
285	278	262	336	324	294	318	360	304	269	4689
274	266	252	325	316	283	307	344	295	259	4520
11	12	10	11	8	11	11	16	9	10	169
3,86	4,32	3,82	3,27	2,47	3,74	3,46	4,44	2,96	3,72	3,604
0,054	0,406	0,034	0,106	1,202	0,016	0,019	0,732	0,363	0,010	10,945
>0,8	>0,5	>0,8	>0,7	>0,2	>0,8	>0,8	>0,3	>0,5	>0,9	>0,7

(Gelege 2).

G	H	I	K	L	M	N	O	Total
178	294	292	222	287	194	190	247	3222
172	280	276	214	276	183	184	235	3083
6	14	16	8	11	11	6	12	139
3,37	4,76	5,48	3,61	3,83	5,67	3,16	4,86	4,314
0,384	0,143	0,961	0,271	0,161	0,864	0,615	0,177	4,097
>0,5	>0,7	>0,3	>0,5	>0,5	>0,3	>0,3	>0,5	>0,99

Zahl von Eikapseln mit der χ^2 -Methode auf Homogenität geprüft. Gegenüber den mittleren Normalkeim-Raten 3,60% und 4,31% sind die Einzelkapseln bei beiden Gelegen gut gesichert homogen ($P > 0,7$ bzw. $P > 0,99$). Es zeigen sich in keinem Fall signifikante Abweichungen.

Tabelle 4. Vergleich der Gelege 1 und 2.

	Gelege 1	Gelege 2	Total
Eizahl, total	4689	3222	7911
Nähreier	4520	3083	7603
Normalkeime	169	139	308
Fertilitätsrate (%)	3,604	4,314	3,893
χ^2	1,048	1,515	2,563
P	$>0,3$	$>0,2$	$>0,1$

Durchschnittliche Fertilitätsrate beider Gelege = 3,893%.

$$\chi^2 = 2,563 \quad n = 1 \quad P > 0,1$$

Wie Tab. 4 zusammenstellt, fällt auch der Homogenitätstest beim Vergleich der beiden Gelege positiv aus. Deren mittlere Fertilitätsraten sind von ihrem Durchschnitt 3,89% (bezogen auf die gesamte berücksichtigte Eizahl) nicht signifikant verschieden ($P > 0,1$).

Die numerischen Auswertungen führen zur Definition einer *individuellen (gelegespezifischen) Fertilitätsrate*. Soweit sich auf Grund der beiden untersuchten Gelege entscheiden läßt, gilt Homogenität auch beim Vergleich verschiedener Individuen derselben Art. Die Fertilitätsrate ist also innerhalb gewisser Grenzen arttypisch festgelegt.

B. Diskussion.

1. Kritik der bestehenden Determinations-Hypothesen.

Die morphologischen Ergebnisse bei *Murex trunculus* zeigen eine wesentliche Verschiedenheit des Nähreier-Phänomens von verwandten Erscheinungen in andern Tiergruppen. Bei Plathelminthen werden den Eiern im Eicocon Dotterzellen mitgegeben, welche von einem speziellen Teil des weiblichen Genitalapparates gebildet werden, und die durch diese räumliche Sonderung längst vor Eiablage determiniert sind (KORSCHULT und HEIDER, 1936). Die Nähreier der Prosobranchier entstehen demgegenüber im Ovar zusammen mit normal entwicklungsfähigen Keimen ohne räumliche Differenzierung. Bis zur Arretierung verhalten sie sich als vollwertig organisierte weibliche Keimzellen. Die Abnormität ihres Verhaltens beschränkt sich auf den männlichen chromatischen Anteil; die übrigen Prozesse sind von normalem und geordnetem Ablauf.

Hier stellt sich die Frage der *Nährei-Determination*. Die Nähreier der bisher untersuchten Prosobranchier-Arten unterscheiden sich vom *Murex*-Verhalten allgemein durch die bedeutend früher eintretende Arretierung

des Normalverlaufes. Der Diskussion der Sterilitätsursache bleibt so erst zu untersuchen, wie sich die Befunde an *Murex* zu den bestehenden beiden Theorien zur Nährei-Determination stellen.

Die Besamungssituation der Nähreier von *Murex* geht aus der bisherigen morphologischen Darstellung hervor. Die atypische Spermatogenese dieser Art führt zu vollständig chromatinfreien (apyrenen) atypischen Elementen, welche sich an Form und Größe von den typischen Spermien unterscheiden (TUZET, 1930). Es ist leicht zu entscheiden, daß bei der Besamung der Nähreier allein die typischen Spermien erfolgreich sind. Die Annahme der atypischen Besamung trifft für *Murex* nicht zu.

Ebenso lassen sich für eine Geltung der Prädeterminationstheorie der Nähreier keinerlei Indizien anführen. Es wurde bereits erwähnt, daß die Meiose des weiblichen Kernes in allen Phasen einheitlich und nach der Norm verläuft. Ferner stimmt das Verhalten des haploiden Eikernes der Nähreier — abgesehen vom Befruchtungsausfall — überein mit jenem in normal entwicklungsfähigen Keimen. Es fehlt somit jede Manifestation einer präterminierten Störung der Eikern-Cytologie.

Aus der Kenntnis der Nähreier-Morphologie von *Murex* ergeben sich zwei spezielle Argumente gegen die Annahme einer Prädetermination der Nähreier im Sinne ANKELS:

1. Mehrere Indizien weisen darauf hin, daß die Furchung der Nähreier bis zum Arretierungszeitpunkt *unabhängig von der chromosomalen Konstitution der Blastomeren* verläuft. In Furchungsmosaiken, selbst von cytologisch stark aberrantem Charakter, ist der diploide oder subdiploide Bezirk nicht beeinflusst in der regelmäßigen Alternanz leiotroper und dextrotröper Mitosen. Ausnahmsweise können ungleichmäßige (asymmetrische) Reifeteilungen ablaufen, die einen stark subhaploiden Eikern entstehen lassen. In manchen Fällen weisen Eier der haploiden Norm bereits in frühesten Furchungsstadien stark degenerative Kernbilder auf (unregelmäßig kondensierende Prophasen, Meta- und Anaphasen mit verklumpten und zerflossenen Chromosomen), deren Chromatin einen völlig passiven Eindruck erweckt. In solchen extremen Situationen kommt die Entwicklung ebenfalls erst nach Bildung der primären Mesoblasten zum Stillstand.

Diese Befunde lassen sich im Sinne einer *präterminativen Regelung der frühen Furchung* verstehen. Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Vererbung von Link- und Rechtswindung bei *Limnaea* (STURTEVANT, 1923; DYER, 1925) zeigen, daß die Frühentwicklung der Eier vom spiralförmigen Furchungstyp durch die mütterliche Konstitution während der ovariellen Bildungsphase (vor der Reduktion) festgelegt wird. Nach der Prädeterminationstheorie sollte in dieser Phase der für die Entwicklungsfähigkeit der Nähreier verantwortliche Störungsfaktor wirksam sein. Die Kenntnis des Nähreier-Verhaltens von *Murex* läßt demgegenüber

schließen, daß nicht die Sterilität der Nähreier, sondern ihre Furchung als ein geordneter Vorgang, ovarialer Prädetermination untersteht.

2. In allen Gelegen kommen mit geringer Häufigkeit polysperm — meist disperm — besamte Eier vor. Polyspermie hat keinen Einfluß auf den Ablauf der beiden Reifungsphasen: hingegen ist eine indirekte Wirkung auf die Furchung festzustellen. Bei polyspermer Besamung bildet sich ein Tetraster an Stelle der normalen zweipoligen Spindel der ersten Furchungsteilung. Vielfach stellen sich Polymitosen in späteren Furchungsschritten ein. Die resultierende Konfiguration zeigt nach Arretierung einen charakteristischen Aspekt: dicht gedrängte Blastomeren mit kleinen subhaploiden Kernen liegen in einer Mikromerenkappe von großem Umfang. — Die spezifische Ausbildung polyspermer Furchungsmuster zeigt wieder die Empfindlichkeit der Reaktion im Nährei.

In der Mehrzahl disperm besamter Eier verbleiben beide männlichen Pronuclei in der vegetativen Hemisphäre. Gelegentlich findet sich aber der eine der beiden Kerne am animalen Pol vor, wo er normal mit dem Eikern verschmilzt und eine ungestörte diploide Konfiguration aufbaut. Der zweite Vorkern degeneriert in der vegetativen Zone. Wesentlich ist hierbei, daß *disperm besamte Eier normal entwicklungsfähige Keime liefern können*, wobei der zweite Spermakern das für die Nähreier der Norm verbindliche Verhalten aufweist. In solchen Fällen unterbleibt ein Einfluß der Dispermie auf die Gestaltung der Furchungskonfiguration.

Prädetermination der Nähreier würde voraussetzen, daß das abnorme Verhalten des männlichen Vorkernes in *Murex*-Nähreiern eibedingt ist und für verschiedene Verhaltensweisen der Spermakerne somit di- oder polymorphe Eidispositionen verantwortlich sind. In dispermen Eiern zeigt sich hingegen, daß *verschiedene Entwicklungswege männlicher Kerne in demselben Eioplasma eingeschlagen werden können*. Was dieser Umstand für die Spermien bedeutet, wird später zu erörtern sein; hier ist hervorzuheben, daß er mit der Annahme einer Prädetermination der Nähreier unvereinbar ist.

Dem Nähreier-Verhalten von *Murex* läßt sich so entnehmen, daß die *bisherigen Auffassungen zur Nährei-Determination für diesen Fall keine Geltung besitzen können*.

2. Spermaverhalten und Nährei-Sterilität.

Aus den Ergebnissen an den in frühern Arbeiten untersuchten Prosobranchier-Arten geht hervor, daß bei verschiedensten Arretierungszuständen der Nähreier ein dimorphes Verhalten in keinem Fall vor dem Zeitpunkt der Besamung zutage tritt (Eikernphase: Diplotän). Hieraus erscheint zum Vornherein die Möglichkeit eines Zusammenhanges der Nähreier-Determination mit der Besamung gegeben (wobei eine atypische Besamung ausgeschlossen werden konnte).

Das Spermaverhalten in den disperm besamten Eiern von *Murex* ergibt dazu einen weiteren Anhaltspunkt. Der eine männliche Kern weist das für Nähreier der Norm kennzeichnende Verhalten auf; der zweite vermag in demselben Plasma sämtliche Verhaltensmodi von Spermakernen, d. h. wie in Nähreiern aller Varianten und in Normalkeimen, einzugehen. Aus diesem Umstand wurde erstens gefolgert, daß kein Dimorphismus der Eidisposition für die Entwicklungsalternative verantwortlich gemacht werden darf. Zweitens sagt er aus, daß *morphologisch einheitlichen Spermien ungleiche Potenzen zukommen*. Das Verhalten jedes einzelnen männlichen Kernes in dispermen Eiern stimmt überein mit jenem in monospermen. Daraus läßt sich folgern, daß der *potentielle Dimorphismus der Spermien in dispermen Eiern auch für die Entwicklungsalternative Nähreier-Normalkeime verantwortlich zu machen ist*.

Unabhängig davon läßt sich das Spermaverhalten in *Murex*-Eiern mit animal gelegenen männlichem Pronucleus (d. h. in Nähreier-Varianten und in Normalkeimen) als Äußerung einer Verschiedenheit der Potenzen verschiedener Spermien verstehen. Die Kernercheinungen an den Nähreier-Varianten entsprechen weitgehend der *Cytologie der interspezifischen und heterogenen Hybridisation*. Ein analoges Verhalten der Geschlechtskerne wie in den Varianten der ersten Kategorie (S. 515) wurde bei Befruchtungen von Seeigeleiern mit Mollusken- und Annelidenspermien festgestellt (KUPELWIESER, 1909, 1912). Verzögerte Befruchtung unter Bildung haplo-diploider Furchungs mosaik ergab sich z. B. in Anuren-Bastarden (BATAILLON und TCHOU-SU, 1929), Eliminationen von Chromosomen in Furchungsmitosen wurden in Hybrid-Zygoten verschiedener Echinidenarten beobachtet (BALTZER, 1909, 1910). In allen Fällen manifestiert sich im abweichenden Verhalten des männlichen Chromatins eine Disharmonie zwischen dem fremden Spermakern und dem Plasma oder dem Chromatin des Eies.

Das cytologische Verhalten der Nähreier-Varianten ist jenem einer *nukleären Unverträglichkeit* gleichwertig, wobei jedoch bei *Murex* Spermien derselben Art beteiligt sind. Zugleich kommt im Entwicklungsdimorphismus der Eier eine Verschiedenheit der Reaktion unter den Spermatozoen desselben männlichen Tieres zum Ausdruck. Es liegt nahe, die hierin sich äußernde Diversität der Spermapotenzen mit der Segregation in Zusammenhang zu bringen. Eine solche Annahme setzt die Existenz eines *genetischen Determinationsprinzips* voraus.

Genetische Determination der Nähreier bedingt Lokalisation der Sterilitätsursachen in den Chromosomen der Geschlechtszellen. Die meiotische Segregation wird dabei zur Entstehung von Fertilität und Sterilität bedingenden Spermien in einem festen numerischen Verhältnis führen (ob auch entsprechender Eizellen, kann aus den morphologischen Befunden nicht erschlossen werden). Die Art der Kombination der Gameten —

harmonisch oder disharmonisch — bestimmt den Entwicklungstyp eines Eies durch den Zufall bei der Vereinigung verschiedenwertiger Geschlechtszellen. Die Potenzverhältnisse unter den Gameten legen zugleich den Prozentsatz der Normalkeime fest.

Der statistische Ausdruck eines Zusammenhanges zwischen Segregation und Determination ist Homogenität verschiedener Eikapseln des Laiches eines Individuums in bezug auf die Fertilitätsrate. Die Nähreier-Statistik ergibt so die Möglichkeit indirekter Verifikation der Annahme einer genetischen Determination.

Wie auf S. 522 dargestellt wurde, ist die Forderung der Homogenität der Laiche für die Fertilitätsrate erfüllt. Die statistischen Befunde an den Gelegen von *Murex trunculus* weisen auf eine genetische Natur des Determinationssystems und auf einen *Zusammenhang der Nähreier-Bildung mit der Segregation*.

III. Die Nähreier von *Buccinum undatum* L.

Die Arbeiten von PORTMANN (1926, 1927) vermitteln die einzigen bisherigen Kenntnisse über die Morphologie und Cytologie der Nähreier von *Buccinum undatum*. Die dortige Darstellung stützt sich jedoch auf eine für diese Zwecke unzureichende Technik, so daß die Erscheinungen an den Nähreiern dieser Art nicht in vollem Umfang berücksichtigt werden konnten.

Hauptmoment bei *Buccinum* ist die Existenz morphologischer Typen unter den sterilen Eiern. Typenbildung wurde bereits für den Fall von *Pisania maculosa* festgestellt (STAIGER, 1950 b). Die Eitypen von *Buccinum* zeigen in mehreren Punkten eine abweichende Situation.

A. Deskriptiver Teil.

1. Typenbildung.

Für die Normalkeime von *Buccinum* gilt dieselbe räumlich-zeitliche Ordnung der Entwicklungsprozesse wie bei *Murex* (Abb. 1). Die Furchung ergibt bei *Buccinum* etwas verschiedene Bilder, da hier (wie bei allen Bucciniden) die erste Teilung äqual erfolgt. Nach der zweiten Teilung resultiert ein Zustand mit vier gleich großen oder nur unwesentlich verschiedenen Makromeren.

In bezug auf die Besamung stimmt die Ausgangslage bei *Buccinum* mit *Murex* überein. Die Eier einer Kapsel werden einheitlich im Diplotän-Stadium besamt, wobei allein die typischen Spermaelemente beteiligt sind. Das Eindringen der Spermien findet vorwiegend in der vegetativen Hemisphäre des Eies statt.

Der Besamung anschließend erfolgt eine *Differenzierung der Eier in morphologische Typen im Verlauf verschiedener sukzessiver Entwicklungszustände*. Die Bildung dieser Sterilitätstypen ist in Abb. 30 schematisch dargestellt.

Die Chromosomen der zahlreichen Eier einer Kapsel kondensieren sich simultan und einheitlich aus einem diffusen Diplotn-Zustand. Im Stadium zwischen Diakinese und Metaphase der ersten meiotischen Teilung erfolgt hierauf eine erste Elimination von Nhreiern (Typ 1). Zirka 75% der ursprnglich vorhandenen Eier der Kapsel stellen die Entwicklung ein und degenerieren. Allfllige weitere an ihnen ablaufende cytologische Prozesse sind ungeordneter Natur und vom Normalverhalten verschieden.

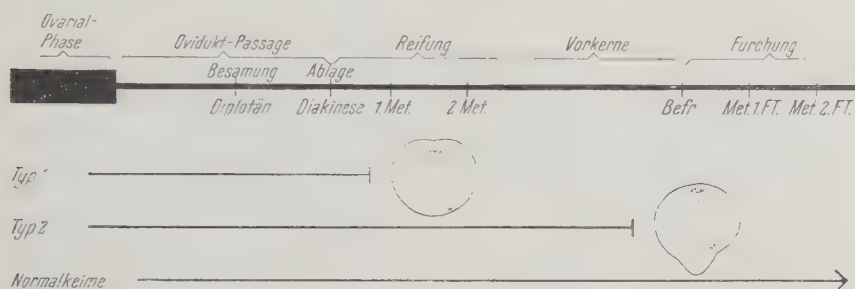


Abb. 30. Schema der Typenbildung der Eier von *Buccinum undatum*.

Die restlichen 25% der Eier vollenden ihre Meiose und bilden beide Polkrper. Aus dem reduzierten Eikern entsteht anschlieend am animalen Pol der weibliche Pronucleus. Gleichzeitig lockert sich der in der vegetativen Hemisphre liegende Spermakern auf und wandelt sich zum mnnlichen Vorkern um. In dieser Phase der Pronucleusbildung wird eine zweite Portion von Eiern ausgeschaltet (zirka 24%). In der Regel gelangen die weiblichen Chromosomen noch zu einem metaphasisch kondensierten Zustand: jedes weitere Verhalten ist ungeordnet und regellos.

Die verbleibenden zirka 1% der Eier, die in Furchung eintreten, sind die voll entwicklungsfhigen Normalkeime.

Hauptcharakteristikum des Nhreier-Typs ist also seine *Arretierungsphase*, d. h. jener Abschnitt des normalen Ablaufs, in welchem eine Entwicklungsstrung der Eier des betreffenden Typs morphologisch manifest wird. Die Arretierungsphasen verschiedener Typen sind distinkt verschieden. An die Arretierung knnen sich weitere cytologische Vorgnge anschlieen, welche ungeordneten Verlauf nehmen.

Zur Charakterisierung des Nhreier-Typs gengt bei *Buccinum* die Arretierungsphase. Bei *Pisania* mute als zweites Klassifikationskriterium die Besamung herbeigezogen werden. Unbesamte Eier treten auch bei *Buccinum* auf, jedoch so selten, da sie als Zuflligkeiten taxiert werden mssen. Es rechtfertigt sich nicht, sie als distinkten Typ anzusprechen, da hier — im Gegensatz zu *Pisania* — die Nhreier normalerweise besamt werden.

2. Morphologie und Cytologie der Typen.

a) Normalkeime.

Für die voll entwicklungsfähigen Eier von *Buccinum* gilt im Prinzip derselbe Entwicklungsverlauf, wie er bereits bei *Murex* dargestellt wurde. Die cytologischen Prozesse der Normalkeime verlaufen bis zur Arretierung der entsprechenden Nähreier-Typen synchron mit jenen der sterilen Eier.

Die sichere Unterscheidung der Nähreier von den Normalkeimen ist deshalb erst nach Beginn der Furchung möglich.

Am *Spermakern* lassen sich dieselben zwei Phasen des Formwechsels erkennen wie bei *Murex*. Der ersten Quellung nach dem Eindringen folgt ein kompaktes Stadium, das mit dem Ende der

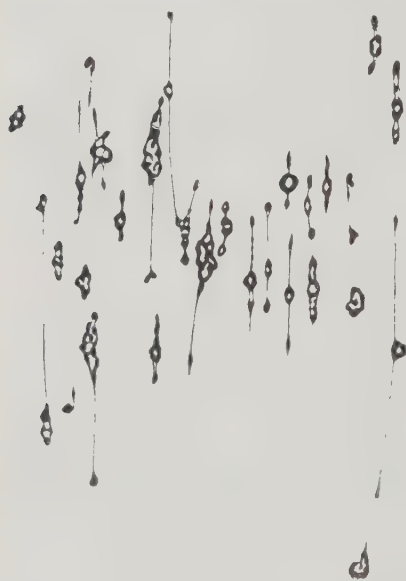


Abb. 31. Prometaphase der ersten Reifeteilung der Oogenese mit sekundären Chromosomenassoziationen. Zwischen Diakinese und erster Metaphase schiebt sich eine Streckungsphase ein (*pre-metaphase stretch*, HUGHES-SCHRADER, 1947), der die Bivalenten asynchron erfäßt. Orcein; Vergr. 1520.

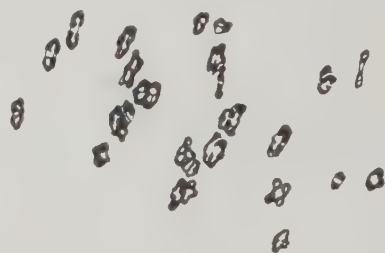


Abb. 32. Späte erste Metaphase der Oogenese mit starker sekundärer Assoziation der Chromosomenpaare. Orcein; Vergr. 960.

meiotischen Teilungen des Eikernes seinen Abschluß findet. Dabei ver-

bleibt der männliche Kern am Ort des Eindringens ins Ei. Hieran schließt sich die Bildung des männlichen Pronucleus während der gleichzeitigen Entstehung des weiblichen Vorkernes am animalen Pol. Der männliche Kern wandert in frühen Stadien animalwärts und tritt in Kontakt mit dem weiblichen Pronucleus.

Die *Meiose des Eikernes* soll nur soweit berücksichtigt werden, als für die Beschreibung der sterilen Typen notwendig ist. — Das in Eiern aus ungeformten Ovidukt-Kapseln anzutreffende Diplotän-Stadium zeigt schwer analysierbare Verhältnisse. Die Prophase-Kondensation erfolgt differentiell und ungleichmäßig, so daß die Chromosomenpaare einen stark unübersichtlichen Bau aufweisen. Chiasmata treten in den Bivalenten nur selten deutlich zutage. Die Chromosomenfiguren dieser Phase sind außer-

dem partiell assoziiert zu höherwertigen Komplexen. Die sekundäre Assoziation verstärkt sich im Verlauf der weiteren Kondensation (Abb. 31) und erreicht ein Maximum in der späten ersten Metaphase (Abb. 32). Die ursprünglich 35 Bivalenten (Haploidzahl der Art) sind in diesem Stadium in wenige (10 bis 20) große chromatische Komplexe zusammengeballt. Die Zahl dieser Komplexe kann von Ei zu Ei variieren. Da sie durchwegs in allen ersten Metaphasen auftreten, sind sie auch für die Reifung der normal entwicklungsfähigen Eier verbindlich.

b) Typ 1 (Nährei-Norm).

Die ersten Gestaltsveränderungen am *Spermakern* des ersten Nährei-Typs verlaufen nach demselben Modus wie in Normalkeimen. In peripherer vegetativer Lage erfolgt erst eine Quellung, die meist an den beiden Enden des Spermakernes beginnt und sich gegen die Mitte zu fortsetzt. Im Verlauf der folgenden Kontraktion, eventuell nach Bildung des körnigen Ringes, wird der organisierte Prozeß eingestellt.

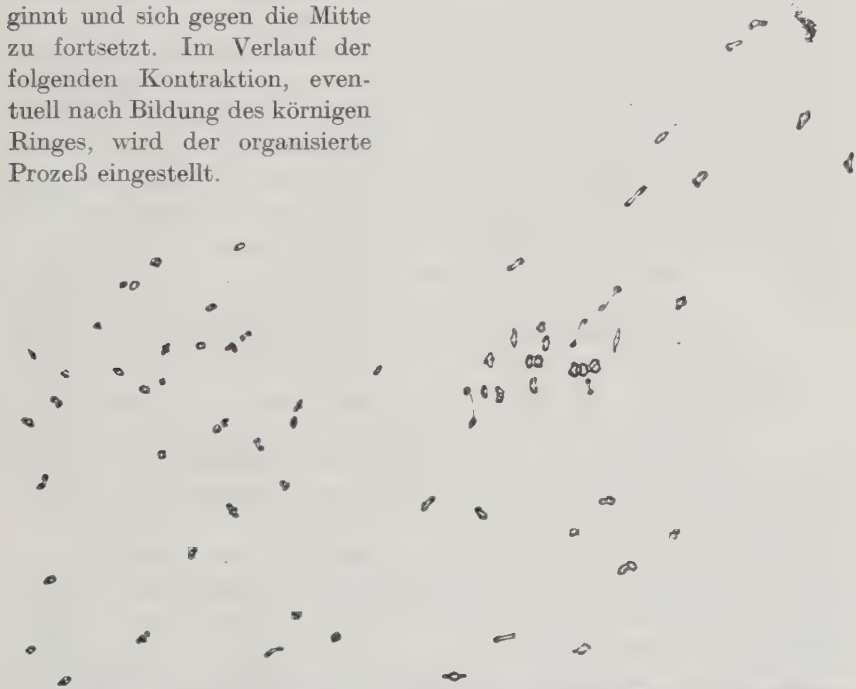


Abb. 33. Typ 1, in später Diakinese arretierter Eikern mit 35 Bivalenten. Orcein; Vergr. 370.

Abb. 34. Typ 1, zwischen Diakinese und erster Metaphase arretierter Eikern. Partielle äquatoriale Einordnung der Chromosomenpaare. Orcein; Vergr. 670.

Der *Eikern* zeigt größere Uneinheitlichkeit in seinem Verhalten. Die von Ei zu Ei verschiedenen cytologischen Bilder sind durch kleine Variationen des Arretierungszeitpunktes bedingt. Der Normalverlauf kann in

irgend einem Zeitpunkt des Kernphasen-Intervalles zwischen Diakinese und später erster Metaphase eingestellt werden.

Den in spätester Diakinese arretierten Eikern zeigt Abb. 33. Die Kernmembran ist nicht mehr wahrnehmbar. Die beiden Asterenpole zur Bildung der ersten Reifungsspindel sind bereits aufgetreten, aber bei Beginn ihrer Aktivität arretiert worden. Die chromatischen Figuren liegen regellos zerstreut im Kernraum. Ihre Zahl bewegt sich um die Haploidzahl 35; kleinere Zahlen können durch die partiellen Assoziationen von Bivalenten zustande kommen. Die meisten der in starkem Kontraktionszustand befindlichen Chromosomenfiguren zeigen Ringstruktur oder rechteckigen Bau mit zentraler Lücke, lassen also Bivalentennatur erkennen.

Etwas verschiedene Bilder ergeben die in einem frühen prometaphasischen Zustand arretierten Eikerne (Abb. 34). Die Zahl der Figuren ist gleich oder etwas kleiner als in Diakinese-Stadien; die Assoziation ist also inzwischen verstärkt worden. In Prometaphase-Stadien ist der achromatische Apparat zur Tätigkeit gelangt. Die mechanische Beanspruchung der Chromosomen gibt sich in einer Längsstreckung der Bivalenten im Spindelverlauf zu erkennen. Infolge der Streckung wird der bivalente Aufbau der chromatischen Figuren deutlich sichtbar. Die meisten Gemini zeigen terminalen Zusammenhang in beiden Chromosomenarmen oder eine Bindung der Chromosomen durch intermediäre (nicht terminalisierte) Chiasmata. Einarmig gebundene Gemini sind stärker in der Spindelrichtung gestreckt und besitzen einen kompakten, stark färbbaren zweiten Arm in der Nachbarschaft des Centromers. Ferner wird der Aufbau der Assoziationen deutlich; sie bestehen aus parallel aneinander gelagerten Bivalent-Figuren. — Von der Prometaphase mit orientierten Gemini bis zur späten Metaphase mit vollzogener Einordnung in den Spindeläquator kommen alle Übergangsstadien vor. Am häufigsten sind die Bilder der Abb. 34 anzutreffen; ein Teil der Bivalenten ist in eine äquatoriale Zone mehr oder weniger klar eingeordnet, die übrigen liegen, partiell orientiert, in den Bereichen zwischen Äquator und Spindelpolen.

Mit der Arretierung bricht die geordnete Aktivität der Eikerne ab. Auch bei weitgehender Einordnung der Chromosomenpaare in den Spindeläquator wird die anaphasische Trennung nicht vollzogen; eine eventuelle Tätigkeit des achromatischen Apparates führt zu keiner geregelten Polwanderung der Chromosomen und setzt erst nach längerer Pause ein.

Hervorzuheben ist vor allem, daß die *Arretierungsphasen beider gametischer Komponenten der Eier vom Typ 1 zeitlich übereinstimmen*.

Mit der Einstellung des Normalverhaltens ist der Nähreier-Prozeß noch nicht abgeschlossen. Die sich anschließende Phase ungeordneter chaotischer Vorgänge im Nähreier ist in erster Linie durch die Aktivität der Asterenpole gekennzeichnet.

Der Spermakern lockert sich langsam und unregelmäßig auf. Hierauf führt die Tätigkeit eines Spermaasters zu einer gesetzblosen Aufteilung des männlichen Chromatins im Strahlungsbe- reich. Meist wird eine kleine Spindel gebildet von der Art, wie sie deutlicher in den Eiern des zweiten Typs vorzufinden ist (vgl. S. 534).

Die Aktivität der achroma- tischen Strukturen an den Chromosomen des Eikernes kommt nur sehr langsam in Gang. Bis zum Zeitpunkt des Furchungsbeginns der gleichalt- rigen Normalkeime erfolgt all- mähliche Trennung der Bivalen- ten in Univalente. Meist sind

hier bereits mehr als zwei Asterenpole tätig; es bildet sich ein Polyaster am animalen Pol, offenbar durch Teilungen der beiden ursprünglichen Spindelpole entstanden (Abb. 35). Weitere Teilungen der Chromosomen

führen zur Bildung eines *poly- ploiden Chromosomenbestandes* am animalen Pol (Abb. 36). Nachdem die Aktivität der achromatischen Strukturen er- lahmt ist, bilden sich die Chro- mosomen des Eikernes zu klei- nen Ruhekernen um. Unter- dessen sind in der Dotterhemi- sphäre mehrere plasmatische Komplexe entstanden, eventuell ebenfalls durch Asterenaktivi- tät. Zugleich nimmt die Ei- oberfläche einen unregelmäßig eingebuchteten Aspekt an. In diesem Zustand werden die Nöhreier des ersten Typs später von den sich entwickelnden Veli- gern derselben Eikapsel in den Mitteldarm aufgenommen.

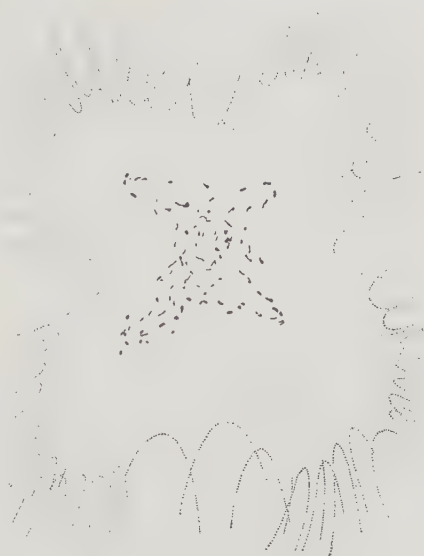


Abb. 35. Typ 1, animaler Pol bei Beginn der Asteren- aktivität. Orcein; Vergr. 210.



Abb. 36. Typ 1, animaler Pol mit hochpolyploidem Chromosomenkomplex. Orcein; Vergr. 210.

c) Typ 2.

In den Eiern des zweiten Typs überschreiten beide Gametenkerne die für die Nähreier vom Typ 1 geltenden Arretierungszustände.

Am Spermakern verlaufen die ersten Formveränderungen auf dieselbe Art und Weise wie in den Eiern des ersten Typs. Während der Bildung der Polkörper entsteht anschließend der kompakte männliche chromatische Körper. Hierauf erfolgt das Wachstum zum männlichen Pronucleus, d. h. die Umwandlung in einen interphasischen Kern. Im Verlauf der

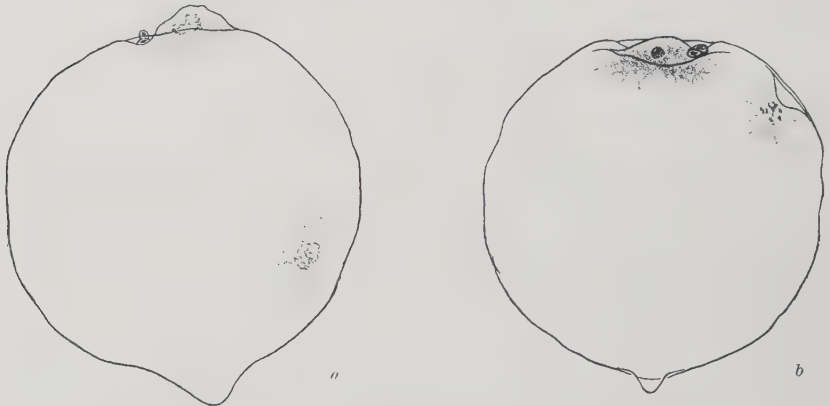


Abb. 37. Zwei Eier des zweiten Typs im Arretierungszustand. 37a: weiblicher Pronucleus mit verklumpenden prophasischen Chromosomen im animalen Plasma, der Spermapronucleus in der vegetativen Hemisphäre. 37b: Chromosomen des weiblichen Vorkernes metaphasisch kondensiert, der männliche Pronucleus (hier in der animalen Hemisphäre) ist am Cortex fixiert. Orcein; Vergr. 60.

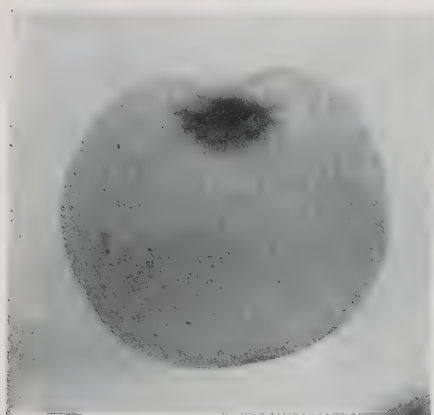
prophasischen Nukleinsation der väterlichen Chromosomen stellt der männliche Vorkern sein Normalverhalten ein. Die ersten Anzeichen des Entwicklungsstops sind unregelmäßige, degenerative Kondensationsbilder seines Chromatins. In den meisten Fällen verbleibt der männliche Kern am Besamungsort, der durch eine Einbuchtung im Eicortex gekennzeichnet ist (Abb. 37). Seltener löst er sich los und wird im Verlauf der Wanderung zum animalen Pol von der Arretierung erfaßt.

Analoges gilt für den weiblichen Vorkern, der sich den Reifeteilungen anschließend ausbildet. Unregelmäßige Kondensationsstrukturen treten in verschiedenen Stadien eines engeren Phasenintervalles auf. Gewöhnlich gelangt der Eikern mit etwas verklumpten Chromosomen sofort über das entsprechende Spermakern-Arretierungsstadium hinaus. Hierbei bilden sich am animalen Pol die metaphasisch nukleinsierten Chromosomen des reduzierten Eikernes (Haploidzahl) aus (Abb. 37 b). In wenigen anderen Fällen erfolgt die Arretierung zu einem früheren Zeitpunkt, so daß die Kernmembranen beider Pronuclei bestehen bleiben. Anschließend degenerieren beide Kerne in einem frühen prophasischen Zustand. Das

animale Bildungsplasma ist im Arretierungszeitpunkt meist unregelmäßig vorgewölbt.

Wie bei den Eiern des 1. Typs gilt auch hier, daß das *cytologische Normalverhalten beider Geschlechtskerne gleichzeitig eingestellt wird*.

Eine Besonderheit bringt deutlich den Kontrast zum ersten Nühreiertyp zum Ausdruck. In den Eiern vom Typ 2 entsteht während der Pronucleusbildung oder kurz nach Arretierung ein *Pollappen* am vegetativen Pol (Abb. 38). Das Maximum seiner Ausbildung erreicht er zum Zeitpunkt der ersten Furchungmetaphase der gleichaltrigen Normalkeime, welche



a



b

Abb. 38. Die beiden Nühreier-Typen von *Buccinum*. 38a: Typ 1, in Diakinese arretiert. Der Spermatokern liegt links unterhalb des Eiaquators. Vergr. 58. 38b: Typ 2 mit vegetativem Pollappen. Der dunkle Komplex im Dotter geht auf den Spermaaster zurück. Vergr. 51. — Orcein.

selbst eine analoge Bildung aufweisen. — Der Pollappen ist eine von den Eiern mehrerer Gastropodenarten bekannte Erscheinung. Sein erstes Auftreten fällt jeweils in die Vorkernphase vor der ersten Furchungsteilung. Das Vorhandensein bei den Nühreiern vom zweiten Verhaltens-Typ bei *Buccinum* zeigt deutlich, daß bis zu diesem Zeitpunkt physiologisch normal reagierende Systeme vorliegen. Der Kontrast zum ersten Verhaltenstyp ist also nicht lediglich ein solcher morphologischer Art.

An die Arretierung des Normalverhaltens schließen sich wie beim 1. Typ cytologische Sonderleistungen, die besonders für den Spermatokern einen sehr charakteristischen Verlauf nehmen. Die Chromosomen des männlichen Pronucleus gelangen zu einem meist etwas verklumpten metaphasischen Kondensationszustand. Hierauf macht sich die Aktivität eines Spermaasters geltend. Er bildet im Dotterbereich eine große Spindel in ungeordneter Lage mit zwei größeren Polen und langem, engem Spindel-

bereich, in welche sich die väterlichen Chromosomen metaphasisch einordnen (Abb. 39, 40). Anschließend erfolgt anaphasische Trennung und

Polwanderung, beides in verschiedenem Grade unregelmäßig (Abbildung 41). Die getrennten Chromosomen bleiben in den beiden plasmatischen Komplexen der Asterenpole oder zum Teil im Spindelbereich liegen.

Am animalen Pol und im Dotter machen sich später dieselben Veränderungen geltend wie an Eiern vom ersten Typ: Auftreten von Polyasteren, Erhöhung der Chromosomenzahl durch unregelmäßige Teilungen, Bildung von färbbaren Plasmakomplexen im Dotterbereich. Durch diese sekundären Veränderungen gehen die starken Formkontraste der Typen 1 und 2 (Pollappen) wieder verloren.



Abb. 39. Typ 2 mit Pollappen nach Kondensation der mütterlichen Chromosomen am animalen Pol und Ausbildung des Spermaasters (in Metaphase). Vgl. auch Abb. 38b. Orcein; Vergr. 60.



Abb. 40.



Abb. 41.

Abb. 40 und 41. Spernamitosen in Nähreiern vom Typ 2. Abb. 40: Metaphase. Abb. 41: Anaphase. Orcein; Vergr. 210.

d) Abweichende cytologische Situationen.

Die Besamung der Eier erfolgt, wie bereits dargelegt wurde, normalerweise am vegetativen Pol oder in seiner nächsten Nachbarschaft. In Ausnahmefällen ist das Eindringen eines Spermiums am animalen Pol festzustellen.

Besamung in der Umgebung des animalen Poles hat keinen Einfluß auf die Typenbildung; animal besamte Näreier können beiden Typen angehören. In Näreiern der Norm ist oft ein Eindringen des Spermakernes direkt in das Lumen des Eikernes festzustellen. Ferner sind Eier des zweiten Typs vorzufinden, welche am animalen Pol zwei degenerierende Pronuclei in engstem Kontakt aufweisen. Ihr Sterilitätsverhalten bleibt dadurch ungeändert. Immerhin verbietet die Möglichkeit der Besamung am animalen Pol die Abgrenzung von relativ seltenen Eiern mit etwas abweichenden cytologischen Bildern als dritten Näreier-Typ.

In allen Kapseln finden sich regelmäßig sterile Eier vor, welche am animalen Pol eine erste Furchungsmetaphase von verschiedenem Abnormitätsgrad aufbauen. Ihre Chromosomen sind mehr oder weniger stark verklumpt; oft bleiben einige der chromatischen Elemente im Spindelbereich oder an einem der beiden Pole liegen. In den meisten Fällen wird die anaphasische Trennung nicht durchgeführt. Die verklumpten Metaphasen bilden sich gleichzeitig mit den Furchungsmetaphasen der Normalkeime; der Großteil der Näreier vom Typ 2 ist in diesen Stadien bereits arretiert worden und die Spermatitose in Bildung oder fertig ausgebildet. Seltener wird die erste oder noch eine zweite Furchungsteilung durchgeführt. Oft tritt nur der eine Kern des zweizelligen Stadiums in Mitose ein; es resultieren abnorm gebildete Furcher mit unregelmäßigen Interphasen-Strukturen.

Die extremen Fälle dieser seltenen Ausnahmesituationen sind im Sterilitätsbild vom Typ 2 in seiner charakteristischen Ausprägung sehr stark verschieden. Die Größenordnung ihrer Häufigkeit liegt um die Rate der normal entwicklungsfähigen Keime. Da sie aber durch eine Reihe von nur graduell variierenden cytologischen Situationen mit dem zweiten Verhaltenstyp verbunden sind, ist die Abgrenzung eines dritten Typs morphologisch und statistisch nicht durchführbar. Die Spindel der Spermatitose in Näreiern vom Typ 2 nimmt im Dotter eine völlig regellose Lage ein. Bei animaler Besamung kann sie unter Umständen an den animalen Pol zu liegen kommen und partiell die Chromosomen des weiblichen Pronucleus aufnehmen. Auf diese Möglichkeit der Interpretation weisen manchmal die asymmetrische Lage der ungeordneten Furchungsspindel, ferner die zerstreuten Chromosomen hin. Es ist deshalb nicht eindeutig zu entscheiden, ob die entsprechenden Eier einen separaten Typ von zygotischer Sterilität repräsentieren.

3. Statistische Ergebnisse.

Auf S. 527 wurden die approximativen Prozentsätze der sterilen und des fertilen Eityps angegeben. Es bleibt zu untersuchen, ob die betreffenden Zahlen zur Charakteristik der Eier von *Buccinum* gehörende statistische Größen darstellen.

In den (vorläufigen) Prüfungen der Typenverhältnisse von *Buccinum* wurden verschiedenste Kapseln einer nicht näher bestimmten Zahl von

Tabelle 5.

Kapsel	1	2	3	4	5	6	7	Total
Eizahl, total	1259	1257	997	1834	2031	1768	1779	10925
Typ 1	954	972	747	1337	1509	1330	1324	8173
Typ 2	289	268	240	472	498	424	430	2621
Normalkeime	16	17	10	25	24	14	25	131
χ^2	0,774	5,047	0,324	3,632	0,313	2,487	0,690	13,267
P	>0,5	>0,05	>0,8	>0,1	>0,8	>0,2	>0,7	>0,3

Durchschnitt der 7 Kapseln: Typ 1 = 74,81%,
 Typ 2 = 23,99%,
 Normalkeime = 1,199%.

$\chi^2 = 13,267$ $n = 12$ $P > 0,3$

Tabelle 6.

Kapsel	1	2	3	4	5
Eizahl, total	1259	1257	997	1834	2031
Typ 1	954	972	747	1337	1509
Reifende Eier	305	285	250	497	522
Reifende in %	24,2	22,7	25,0	27,1	25,7
χ^2	1,885	6,910	0,372	1,325	0,051
P	>0,1	<0,01	>0,5	>0,2	>0,8

Durchschnitt der 12 Kapseln: Typ 1 = 74,08%,
 Reifende Eier = 25,92%.

$\chi^2 = 33,340$ $n = 11$ $P < 0,001$.

Gelegen verschiedener Individuen ausgezählt. Durch zufällige Auswahl wurde dabei versucht, zu Aussagen über die Gesamtheit einer Population zu gelangen. Die untersuchten Kapseln befanden sich auf zweierlei verschiedenen Entwicklungsstufen.

Die erste Serie (Tab. 5) umfaßt sieben Kapseln aus drei Gelegen mit bereits differenzierten Normalkeimen in zwei- bis vierzelligen Furchungsstadien. Hier lassen sich beide Nähreier-Typen und die fertilen Eier separat erfassen (Nähreier mit abweichenden cytologischen Situationen wurden dem 2. Typ zugezählt). Der χ^2 -Test ergibt gut gesicherte Homogenität in bezug auf die mittleren Typenraten (Typ 1: 74,81%; Typ 2:

23,99%; Normalkeime: 1,199%; $P > 0,3$). Die Abweichungen der Typenverteilungen von den Mittelwerten der Gesamtheit sind bei keiner Einzelkapsel signifikant.

Die Homogenität für die numerische Verteilung der sterilen und fertilen Typen erlaubt wie bei *Murex* die Feststellung einer *individuellen Fertilitätsrate*, darüber hinaus die Definition eines *gelegetypischen Verhältnisses der Nöhreier-Typen*. In begrenztem Maße lassen die untersuchten Gelege außerdem den Schluß auf Artspezifität der beiden Größen zu.

In einer zweiten Serie ausgezählter Kapseln befanden sich die noch nicht arretierten Eier im Stadium der Pronuclei. Hier konnten deshalb lediglich nichtreifende (Typ 1) gegen reifende Eier (Typ 2 und Normalkeime zusammengefaßt) untersucht werden. In Tab. 6 sind die fünf Kapseln der zweiten Serie mit den sieben Kapseln der ersten Serie zusammengestellt (mindestens fünf Gelege). Der χ^2 -Test berücksichtigt das numerische Verhältnis von Typ 1 (Durchschnitt: 74,08%) zum Total der Reifenden (25,92%). Hierbei ergibt sich stark gesicherte Inhomogenität des Materials ($\chi^2 = 33,34$; $P < 0,001$), die durch zwei Einzelkapseln der zweiten Serie (2 und 8) mit signifikant abweichenden Typenverteilungen bedingt wird.

Das Verhältnis der Eitypen ist somit nur beschränkt arttypisch. Innerhalb einer Population existieren *Individuen mit signifikant abweichenden*

6	7	8	9	10	11	12	Total
1768	1779	2009	1841	1417	1798	1577	19567
1330	1324	1411	1382	1024	1314	1191	14495
438	455	598	459	393	484	386	5072
24,8	25,6	29,8	24,9	27,6	26,9	24,5	25,92
1,213	0,110	15,465	0,938	2,426	0,931	1,714	33,340
>0,2	>0,7	<0,001	>0,3	>0,1	>0,3	>0,1	<0,001

Sterilitätsverhältnissen unter den Eiern. Die weitere Bedeutung dieses Umstandes läßt sich an Hand des vorliegenden Materials nicht abmessen.

B. Diskussion.

Die Cytologie der Nöhreier von *Buccinum* zeigt vorerst, daß bei dieser Art ebenfalls keine Besamung oder Befruchtung mit atypischen Spermien erfolgt. In diesem Punkt ist Übereinstimmung mit *Murex* vorhanden. Im Arretierungsverhalten repräsentieren hingegen die Nöhreier von *Buccinum* eine andere extreme Variante der morphologischen Äußerung des Nöhreier-Phänomens. Es stellt sich deshalb die Frage, ob dieser Artunterschied im Verhalten der Nöhreier zur Annahme verschiedener Determinationsprinzipien nötigt. Hier ist in erster Linie die Typen-

bildung mit ihren morphologischen und statistischen Äußerungen zu berücksichtigen.

Im Unterschied zu den cytologischen Varianten der Nähreier von *Murex* sind die sterilen Typen bei *Buccinum* durch *distinkte Arretierungsphasen* der Eier gekennzeichnet. Ihr morphologischer Kontrast legt die Vermutung nahe, daß für die Bildung der Typen *verschiedene Sterilitätsursachen* verantwortlich sind. Eine analoge Folgerung ließ bereits die deutliche Typenbildung (gametische — zygotische Letalität) beim Bucciniden *Pisania maculosa* zu (STAIGER, 1950 b). Typenbildung stellt damit vorerst die Frage nach den Merkmalen der Arretierungsphasen. Aus der zeitlichen Ordnung der Arretierungszustände im normalen Entwicklungsverlauf ergibt sich zum Determinationsproblem:

1. Die cytologischen Prozesse sämtlicher Eier nehmen *bis zum Besamungsmoment uniformen und normalen Verlauf*. Hieraus ist generell zu vermuten, daß der Zeitpunkt der Nährei-Determination im Intervall zwischen Besamung (Eikernphase: Diplotän) und erster Manifestation der Sterilität (Diakinese bzw. Vorkernstadium) liegt. — Soweit es den Typ 1 betrifft, liefern Ausnahmesituationen der Nähreier von *Buccinum* einen Anhaltspunkt über die Art des Zusammenhanges. In relativ geringen Mengen enthalten die Eikapseln von *Buccinum* unbesamte Eier, welche in ihrem cytologischen Verhalten mit den unbesamten *Murex*-Eiern übereinstimmen (S. 505). Sie vollenden in der Regel beide Reifeteilungen und erreichen anschließend einen Zustand mit metaphasisch ausgebildeten Chromosomen des weiblichen Pronucleus. Demgegenüber stellt die Majorität der besamten Eier kurz nach dem Eindringen des Spermakernes die cytologische Aktivität ein. Das spricht für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Besamung und prophasischer Blockierung der Eireifung im Sinne einer Existenz aktiv determinierender typischer Spermien. Hierin ist im Prinzip Übereinstimmung mit *Murex* vorhanden.

2. Typ 1 wird *vor* der ersten meiotischen Teilung, d. h. mit unreduziertem Eikern, blockiert; Typ 2 kommt erst *nach* vollendeter chromosomaler Reifung in einem Stadium physiologischer Aktivität des reduzierten haploiden Eikernes zum Entwicklungsstillstand. Es würde naheliegen, die Sterilität der Eier vom Typ 2 mit der Reifung des Eikernes in Zusammenhang zu bringen, als Äußerung einer Sterilitätsursache im weiblichen Vorkern nach der Reduktion. Es scheint jedoch, daß auch der Spermakern aktiv an der Determination beteiligt ist; sein Verhalten während der zweiten Reifungsphase des Eies ist kein normales, da er in der Regel mit dem Eicortex verhaftet bleibt. Die Sterilitätsursache der Eier vom Typ 2 läßt sich somit nicht mit Bestimmtheit in eine der beiden gametischen Komponenten verlegen.

Unabhängig von der Unsicherheit der Lokalisation bringen die morphologische Distinktheit der sterilen Typen und der physiologische Kontrast der Arretierungsintervalle eine *Diversität der Sterilitätsbedingungen* zum Ausdruck. Hier ergibt sich wieder ein möglicher Zusammenhang mit der Segregation bei der Gametenbildung und der Kombination bei der Besamung, welcher statistischer Prüfung zugänglich ist.

Den statistischen Ergebnissen an den Eiern von *Buccinum* (S. 537) läßt sich entnehmen, daß mit dem morphologischen Kontrast der Nöhreier-Typen statistische Homogenität für ihr numerisches Verhältnis innerhalb der Kapseln eines Laiches parallel geht. Die Typenverteilung ist somit fixiert und stellt eine der Charakteristik der Nöhreier angehörende Größe dar, wie zu fordern ist, wenn sie mit der Segregation in Zusammenhang gebracht wird.

Aus Morphologie und Statistik der Nöhreier-Typen und der Normalkeime von *Buccinum* ergeben sich so zwei Argumente zugunsten der Annahme genetischer Determination:

1. Distinktheit der Sterilitätstypen;
2. Konstanz des Verhältnisses der sterilen und des fertilen Typs in verschiedenen Eikapseln desselben Tieres, innerhalb gewisser Grenzen Artspezifität der Typenhäufigkeiten.

IV. Allgemeiner Teil.

1. Vergleichende Morphologie der Nöhreier.

Die Feststellung grundsätzlicher Übereinstimmung der Nöhreier-Bildung bei verschiedenen Arten ist für eine einheitliche Interpretation

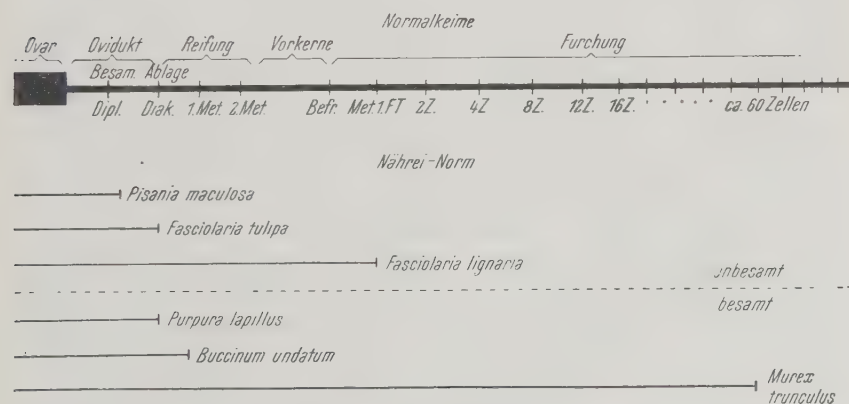


Abb. 42. Arretierungsverhalten des Eikernes der Nöhrei-Norm verschiedener Prosobranchierarten, bezogen auf die entsprechenden Normalkeimprozesse.

der morphologischen Befunde in bezug auf die Sterilitätsursache bedeutungsvoll. In den deskriptiven Kapiteln wurde deshalb versucht, die morphologischen Erscheinungen an den Nöhreiern der beiden Prosobranchier *Murex trunculus* und *Buccinum undatum* auf gemeinsamer Grundlage darzustellen. Die aus früheren Arbeiten bekannten cytologischen Vorgänge an den Nöhreiern anderer Arten lassen sich zwanglos in denselben Erscheinungsbereich eingliedern (Abb. 42).

Das Verhalten eines Nöhreies wird durch drei unkorrelierte Momente charakterisiert:

1. *Besamung*: die Nöhreier sind unbesamt — monosperm — polysperm besamt.

2. *Arretierung* des Normalverhaltens: sie kann während der chromosomalen Reifung, während der Vorkernphase oder im Verlauf der Furchung erfolgen.

3. *Sonderleistungen* der chromatischen Komponenten nach der Arretierung und *Degenerationsprozesse*.

Für die Gestalt eines Nöhreies ist in erster Linie die Aktivität des Eikernes maßgebend, während dem Spermakern in besamten Nöhreiern eine bei der Formgebung mehr oder minder passive Rolle zufällt. Die Vorgänge an den nukleären Bestandteilen erfolgen bis zum Degenerationsbeginn in Übereinstimmung mit dem Normaleier-Prozeß (Ausnahme: *Murex trunculus*; das Normalverhalten des weiblichen Kernes überdauert jenes des männlichen). Die Arretierung tritt frühestens mit dem Besamungsmoment ein (Eikernphase: Diplotän).

Durch den Arretierungszeitpunkt des Normalverlaufes und die anschließenden Degenerationsprozesse wird ein jeweils *artspezifisches Nöhreier-Bild* festgelegt. Die Nöhreier-Charakteristik einer Art schließt weiter eine mehr oder minder ausgeprägte Verschiedenheit der Nöhreier unter sich ein. Die sterilen Eier sind in von Art zu Art verschiedener Weise in *morphologische Typen* gegliedert.

Unter den Typen tritt eine *Nöhrei-Norm* (Typ 1) hervor, welche entweder monosperm besamt ist oder unbesamt bleibt. Zwischen Besamung und Arretierungsverhalten besteht beim Vergleich verschiedener Prosobranchierarten keine Beziehung. Die Nöhrei-Norm stellt jeweils die früheste Arretierungsstufe sämtlicher Nöhreier dar.

Die weiteren morphologischen Typen, falls solche von der Nöhrei-Norm abgrenzbar sind, bieten ein jeweils arttypisch verschiedenes Bild. Untereinander und gegenüber der Nöhrei-Norm sind sie durch distinkt verschiedene Arretierungsphasen gekennzeichnet. Daneben können sie sich in bezug auf die Besamungsverhältnisse unterscheiden. Die Wertigkeit der Typenbildung scheint bei verschiedenen Arten keine einheitliche zu sein.

2. Morphologie und Determinationsproblem.

Zur Deutung der Sterilitätsursachen der Nähreier sind in erster Linie die beiden Erscheinungsbereiche des *Spermaverhaltens* und der *Typenbildung* zu berücksichtigen. An den Nähreiern von *Murex* und *Buccinum* wurde gezeigt, daß sich die morphologischen Befunde im Sinne der Existenz eines genetischen Determinationsprinzips verstehen lassen: die Verteilung verschiedener Potenzen auf die Gameten im Verlauf der meiotischen Segregation und die Art ihrer Kombination durch Besamung und Befruchtung bestimmt das Entwicklungsschicksal des Eies.

Die Frage der Lokalisation der Sterilitätsursachen ist nicht definitiv zu beantworten. Verschiedene morphologische Indizien lassen schließen, daß die Spermien jeweils aktiv an einer Sterilitätsbestimmung beteiligt sind. Die Rolle des Eikernes bei der Nährei-Determination steht jedoch nicht fest.

Da das Material keine experimentelle Analyse zuläßt, ist eine eindeutige Bestimmung der Struktur des Determinationssystems nicht möglich. In folgenden kann lediglich versucht werden, die morphologischen Befunde an Hand von Analogien in einen einheitlichen hypothetischen Rahmen zu stellen.

Eine Segregationerscheinung setzt vorerst *Heterozygotie* des Elters oder der Eltern voraus. Sie würde sich auf Faktoren genetischer Natur beziehen, welche bei der meiotischen Reduktion zufallsmäßig auf die Gameten verteilt werden. In verschiedenen Kombinationen legen sie deren Verhalten und Reaktionen fest und bedingen so ihre Fertilität bzw. Sterilität.

Potentielle Verschiedenheit der Gameten wäre damit eine Folge verschiedener genetischer Konstitutionen. Bei disharmonischer Kombination von Keimzellen derselben Art verursachen sie Unverträglichkeits-Reaktionen, welche vom Moment ihres Kontaktes an in verschiedenen Stadien des Normalverlaufes zur Wirksamkeit gelangen können.

Auf dieser Grundlage ist die Artverschiedenheit der Nähreier-Prozesse auf artspezifisch verschiedene Zeitpunkte der Manifestation einer Unvereinbarkeit zurückführbar. Relativ späte Auswirkung einer Disharmonie äußert sich als *nukleäre Unverträglichkeit* von haploiden Gametenkernen (zygotisch-sterile Eier bei *Pisania*, eventuell Nähreier-Varianten von *Murex*). Bei den Arten mit relativ frühzeitiger Arretierung der Nähreier würde sich dasselbe Prinzip als nähreispezifische *abnorme Besamungsreaktion* zwischen Spermium und Eicortex auswirken.

Als Äußerung einer abnormen kortikalen Reaktion lassen sich mehrere morphologische Befunde an Nähreiern verstehen:

1. Degenerationsprozesse an den Nähreiern treten bei sämtlichen Arten erst *nach* oder frühestens *mit* dem Besamungszeitpunkt auf.

2. Bei *Fasciolaria tulipa* treten Spermien an die Eier heran und verursachen die Bildung einer Besamungsmembran, vermögen jedoch nicht einzudringen (HYMAN 1925). In der Folge degeneriert das Ei. Eventuell liegen bei der unbesamten Nährei-Norm von *Pisania maculosa* analoge Verhältnisse vor.

3. Die Spermapronuclei in Nähreiern von *Murex*, wie auch im Typ 2 bei *Buccinum*, weisen eine räumliche Beziehung zum Eicortex auf, die ihre Wanderung zum animalen Pol verhindert. Sie erscheinen mit dem Cortex verhaftet.

4. Die Polyspermie der entsprechenden Nähreier-Typen von *Pisania maculosa* und *Fasciolaria lignaria* erinnert an Besamungsverhältnisse bei interspezifischer und heterogener Hybridisation (z. B. KUPELWIESER 1909, 1912), wo ebenfalls eine abnorme Besamungsreaktion stattfindet (Unabgestimmtheit Spermium — Ei).

In den erwähnten Punkten zeigt das Nähreier-Phänomen eine formale Ähnlichkeit mit den der Selbststerilität bei *Tunicaten* und bei *Blütenpflanzen* zugrunde liegenden Reaktionen. Die gametische Unvereinbarkeit selbststeriler Hermaphroditen beruht auf einer Wechselwirkung zwischen dem haploiden männlichen Gameten (bzw. Gametophyten) und der diploiden Oocyte (bzw. dem diploiden Griffelleitgewebe derselben Pflanze). Dadurch wird die Kombination verschiedengeschlechtlicher Gameten desselben Individuums verhindert.

Die Selbststerilität der Blütenpflanzen ist konstitutionell bedingt, d. h. genabhängig (KUHN, 1940; STRAUB, 1948; LEWIS, 1949). Der Unvereinbarkeitsreaktion liegt eine partielle genetische Identität des haploiden Pollenschlauches und des diploiden Griffelleitgewebes derselben Pflanze zugrunde. Sie wird durch das Aufeinandertreffen derselben Allele einer multiplen Selbststerilitätsreihe in den beiden reagierenden Organen in Gang gesetzt und stabilisiert dadurch eine Heterozygotie in bezug auf S-Gene durch Verhinderung homozygoter Kombinationen.

Die experimentellen Befunde von MORGAN (1942, 1944) weisen auf eine ähnliche genetische Bedingtheit der Selbststerilität beim *Tunicaten* *Ciona intestinalis*. Neben der Selbststerilität kommt Kreuzungssterilität als relativ seltene Ausnahme bei den Individuen einer *Ciona*-Population vor. Durch Säurebehandlung der Eier läßt sich die Selbststerilität aufheben und Selbstbefruchtung erzwingen (MORGAN, 1939). Unter den Nachkommen künstlich selbstbefruchteter Tiere ist die Häufigkeit kreuzungssteriler Individuen wesentlich erhöht gegenüber zufallsgemäßen Fremdbefruchtungen in einer Wildpopulation. Dieses Ergebnis stimmt überein mit der Annahme, daß partielle Identität der Gameten in bezug auf ein nicht näher bestimmbares multiples Gensystem die Selbststerilität bewirkt. Erzwungene Selbstbefruchtung muß dabei zu einer höheren Zahl partiell identischer Individuen führen, als bei zufälligen Kreuzungen in einer Wildpopulation zu erwarten sind.

Eine Analogie zum Nähreier-Phänomen besteht zunächst einzig in bezug auf das Gametenverhalten bei der Besamung. Bei selbststerilen

Tunicaten erfolgt selektive Befruchtung (PLOUGH, 1933) auf Grund genetischer Konstitution der Gameten (MORGAN, 1944). Den Ausfall der Selbstbefruchtung bedingt eine Reaktion (eventuell immunologischer Art) zwischen Eimembran (MORGAN) bzw. Eicortex (PLOUGH) und Spermium, welche das Eindringen des letzteren verhindert. Dabei ist jedoch die Sterilität im Normalfall eine totale, währenddem bei Prosobranchiern mit Nähreiern eine partielle Fremdsterilität gonochoristischer Arten in Funktion tritt. Die Selektivität der Befruchtung bezieht sich also bei Prosobranchiern auf männliche Gameten desselben Individuums. Ein Hinweis auf die mögliche Existenz von genetischen Systemen einer Partialsterilität ergibt sich aus dem Zusammenhang zwischen Selbststerilität und Polyploidie bei Blütenpflanzen.

Die Selbststerilität einer in bezug auf S-Faktoren heterozygoten diploiden Blütenpflanze (Konstitution z. B. $S_3 S_6$; S_3 , S_6 usw. sind Gene einer Serie multipler Allele) beruht auf einer Hemmung des Wachstums ihrer haploiden Pollenschläuche von der Konstitution S_3 und S_6 im dieselben Faktoren enthaltenden diploiden Griffel $S_3 S_6$. Durch künstliche Verdoppelung des Chromosomensatzes ($S_3 S_6 \rightarrow S_3 S_3 S_6 S_6$) kann Selbstfertilität erzwungen werden (STOUT und CHANDLER, 1941). Die tetraploide Pflanze produziert diploiden Pollen homogenischer ($S_3 S_3$, $S_6 S_6$) oder heterogenischer Konstitution ($S_3 S_6$) in bezug auf Selbststerilitätsgene. Es erweist sich, daß das Wachstum homogenischer Pollenschläuche im tetraploiden Griffelgewebe derselben Pflanze gestört wird, währenddem heterogenische durchzuwachsen vermögen und unter Umständen die Befruchtung vollziehen können (LEWIS, 1947).

Die Befunde über Selbststerilität und Polyploidie erinnern in mehreren Punkten an die morphologischen Ergebnisse an Nähreiern und ihre Deutung. Aus einer Heterozygotie des Elters für spezifische Sterilitätsgene resultiert Bildung von (männlichen) Gametophyten verschiedener Konstitution, d. h. verschiedener Potenzen, als Ergebnis der Segregation. Die partielle Sterilität beruht sodann auf einer Störung der normalen, zur Befruchtung führenden Vorgänge; deren Ursache sind spezifische Effekte der partiellen genetischen Identität einer diploiden und einer haploiden Phase. Auf diese Weise erfolgt eine Selektion unter männlichen Gameten derselben Herkunft auf Grund ihres Genotypus.

Das Modell kann lediglich die Möglichkeit von genetischen Systemen einer partiellen gametischen Sterilität aufzeigen, welche auf multiplen Gensystemen (multiplen Faktorenpaaren oder multiplen Allelen) beruhen. Der Übergang von Selbststerilität zu selektiver Selbstfertilität ist ursprünglich an Polyploidie und Hermaphroditismus gebunden. Beim Vergleich mit dem Nähreier-Phänomen stellt sich damit die Frage, ob ein ähnliches Prinzip als Nährei-Determinationssystem auf gonochoristische Prosobranchier von normaler diploider Konstitution übertragbar erscheint.

Die Untersuchungen von LEWIS (1947) zeigen, daß der partielle

Zusammenbruch der Unvereinbarkeit bei Polyploidisierung durch Wechselwirkung verschiedener Gene derselben Serie multipler Allele im diploiden Pollen zustande kommt⁵. Vielleicht ergibt sich von hier aus eine Möglichkeit, die Nähreier-Sterilität auf ähnliche Genwirkungen ohne Bindung an Polyploidie zurückzuführen, wenn zwischen nichtallelen Faktoren analoge Effekte eintreten wie zwischen den Allelomorphen einer *S*-Serie.

Genetische Determination der Nähreier auf Grund eines heterozygoten Faktorensystems stellt zwei spezielle Probleme, welche näherer Erörterung bedürfen.

1. Eine funktionelle Beziehung zwischen Spermakonstitution und Arretierung (durch abnormen Besamungseffekt) setzt voraus, daß genische Bedingungen im haploiden Chromosomensatz der Spermatozoen zur Wirksamkeit gelangen können. Bei tierischen Spermien erscheint eine selektive Bevorzugung bestimmter haploider Genotypen unwahrscheinlich, da sich ihr Chromatin in einem relativ inaktiven Zustand befindet.

MULLER und SETTLES (1927) fanden keine signifikanten Unterschiede im Befruchtungserfolg von *Drosophila*-Spermien verschiedener genetischer Typen (z. B. mit Überschuß oder Defizienz an autosomalem Chromatin gegenüber normalem Chromatingehalt). Sie schlossen aus andern Versuchen, daß die Reaktionen der Spermien nicht von ihrem spezifischen Gengehalt abhängen, sondern durch die präreduktionelle diploide Konstitution festgelegt werden. MORGAN (1944) diskutiert ebenfalls die Frage der haploiden oder diploiden Determination der Spermareaktion bei *Ciona*, gibt jedoch auf Grund seiner Resultate der haploiden Hypothese, d. h. postreduktioneller Determination, den Vorzug. Für spezifische Sterilitätsgene kann eine haploide Wirksamkeit nicht von der Hand gewiesen werden.

2. Die Funktion des Eikernes bei der Bestimmung der Sterilität der Nähreier ist nicht sicherzustellen. Falls beide Gametensorten daran beteiligt sind, würde eine Heterozygotie der Elterntiere bedingen, daß homozygote Gametenkombinationen entstehen können. Stabilisierte Heterozygotie als Artmerkmal setzt sodann deren Elimination voraus.

Auf dieser Grundlage kann sich eine Interpretation der Typenbildung im bisherigen hypothetischen Rahmen ergeben. Ein multiples hetero-

⁵ Eine tetraploide tetrallelische *Oenothera organensis* $S_2 S_3 S_4 S_6$ produziert heterogenischen diploiden Pollen von sechserlei verschiedener Konstitution:

$$S_2 S_3, S_2 S_4, S_4 S_6, S_2 S_6, S_3 S_4, S_3 S_6.$$

Von diesen sind die drei ersten selbststeril, während die übrigen im Griffel $S_2 S_3 S_4 S_6$ durchzuwachsen und eventuell zu befruchten vermögen. Unabhängig von der tetraploiden Konstitution des Griffels entscheidet also die Art der Kombination aller Gene derselben Serie im diploiden Pollen (d. h. in demselben Kern) über Vereinbarkeit bzw. Unvereinbarkeit. Hieraus ist zu schließen, daß sie sich gegenseitig beeinflussen, so daß ihre Sterilitätswirkungen fehlgehen können (LEWIS, 1947).

zygoten Faktorensystem ergibt bei der Segregation mehrfach verschiedene gametische Konstitutionen in bezug auf Sterilitätsfaktoren. Die zufällige Kombination verschiedengeschlechtlicher Gameten führt hierauf zu verschiedenen Graden der Identität oder der Homozygotie, welche sich auf verschiedene Orte des Chromosomenbestandes bezieht. Phasenspezifische Manifestation einer Identität bzw. Homozygotie für verschiedene Sterilitätsbedingungen des Faktorensystems kann hierbei eine abgestufte Arretierung und Elimination der Keime bedingen. In diesem Sinne bestehen zwischen haplo-diploider Identität und Homozygotie als Sterilitätsursachen keine prinzipiellen Grenzen. Die mit geringerer Wahrscheinlichkeit realisierten heterozygoten Kombinationen rekonstituieren die elterlichen Genotypen und sind normal entwicklungsfähig.

Ein multiples heterozygoten Determinationssystem liefert damit eine Deutungsmöglichkeit für die Typenbildung von *Buccinum undatum*. Bei *Pisania maculosa* (STAIGER, 1950 b) ergaben sich zusätzliche Indizien, welche die Typen zum Teil im Sinne homozygoter Letalität interpretieren ließen: die Nähreier-Typen sind einerseits gametisch-, andererseits zygotisch-letal; ferner kommen zygotisch sterile Eier in annähernd gleichen Mengen vor wie Normalkeime (zygotische Semisterilität). Abgestufte Elimination äußert sich hier auf besonders klare Weise.

Die Tatsache der Typenbildung läßt allgemein den Schluß zu, daß eine Vielzahl von Sterilitätsursachen unter den Nähreiern desselben Individuums existiert. Die Erscheinung stimmt hierin überein mit der Annahme, daß ein multiples genetisches Faktorensystem die Determination der Nähreier regelt.

3. Zur Evolution des Nähreier-Phänomens.

Die Kenntnis der generellen Struktur des Determinationssystems führt zu Hinweisen über die Evolution des Nähreier-Phänomens.

Genetische Natur des Determinationssystems läßt vermuten, daß eine gemäßigte partielle Variationssterilität der Genese des Nähreier-Phänomens vorangeht. Sie wäre als *Segregationssterilität* zu verstehen, die auf mutative Änderungen in einem frühen Stadium einer individuellen Keimbahn zurückgeht und welche erst nach erfolgter Reduktion — in haploiden Zustand — zur Wirksamkeit gelangen kann. Das Ausmaß der Sterilität steht in einer direkten Beziehung zur Zahl der einbezogenen mutierten Faktoren. Einer progressiven Erhöhung der Sterilitätsrate im Lauf der Evolution entspricht der Aufbau eines multiplen Faktorensystems auf heterozygoter Grundlage.

Die Ausbildung der Korrelationen (Eizahl, Eigröße, Ontogeneseablauf), welchen die Bedeutung von Adaptationen zukommt, ist einer solchen graduellen Erniedrigung der Fertilität koordiniert. Eine schrittweise mutative Genese müßte hierbei Zwischenformen erwarten lassen,

die das Verhalten in unterschiedlichem Maße stabilisiert und arttypisch fixiert zeigen.

Als ein Maß für die erreichte Stabilität läßt sich die Sterilitätsrate verstehen: die funktionelle Beziehung zwischen Ontogenese und Existenz von Nähreiern ist um so intensiver, je mehr Nähreier durchschnittlich einem Embryo zur Verfügung stehen. Ferner bedingen kleine Eizellen im allgemeinen ein planktotrophes pelagisches Larvenstadium, wenn die Entwicklung ohne Nähreier vor sich geht. Prosobranchier mit Nähreiern hingegen durchlaufen bei gleicher Eigröße die Entwicklung bis zum Juvenilstadium im Innern der Kapsel. (Dasselbe gilt für Prosobranchierarten mit großen Eiern; die Zuordnung ist nicht eindeutig.) Geringer Sterilitätsgrad und relative Freiheit des Larvenlebens (pelagisch — nicht-pelagisch) können somit als Merkmale einer relativen Instabilität des Nähreier-Verhaltens gelten. Nach den wenigen Literaturangaben sind instabile und variierende Situationen auf verschiedene Art und Weise realisiert:

1. *Geographische Sonderung*: derselben Art zugezählte Formen entwickeln sich an einer Lokalität mit Nähreiern und nichtpelagischen Larven, an einer andern mit voller Eifertilität und pelagisch. Dieses Verhalten ist von drei Prosobranchierarten bekannt (THORSON, 1950). — Beim Nemeriten *Lineus gesserensis* existieren zwei geographisch nicht getrennte Formen, welche die beiden alternativen Entwicklungsmodi befolgen (SCHMIDT, 1934). Dieser Fall leitet über zur zweiten Gruppe:

2. *Relative Unabhängigkeit der Entwicklung*: die Nähreier-Form von *Lineus* ist noch ohne zusätzliche sterile Eier entwicklungsfähig (SCHMIDT, 1934). *Natica catena* (*Prosobranchia*) zeigt eine relative Freiheit der Larve in bezug auf Lebensweise und Dauer des pelagischen Stadiums, eventuell verbunden mit geographischer Variabilität (ANKEL, 1930 a; THORSON, 1946, 1950). In beiden Fällen ist der Sterilitätsgrad unter den Eiern relativ gering.

3. *Gemäßigte Eisterilität*: wenige Prosobranchierarten mit pelagischen Larven weisen einen geringen Anteil (zirka 10%) steriler Eier auf, die nur fakultativ als Nähreier verwertet werden (СОЕ, 1938 an *Crucibulum spinosum*; THORSON, 1940 an *Crucibulum scutellatum* und *Crepidula walsbyi*).

Die Möglichkeit einer Stabilisation des Nähreier-Phänomens trotz primärer Benachteiligung infolge der Sterilität erhebt die Frage nach seiner evolutiven Bedeutung. Das einmal etablierte System mit ausgebildeten Korrelationen besitzt einen beträchtlichen vitalen Wert, wie die ökologische Dominanz der Nähreierformen unter den stenoglossen Prosobranchiern zeigt. Unter identischen Milieubedingungen sind in der Regel Arten mit Nähreier-Entwicklung gegenüber nahe verwandten Formen mit voller Eifertilität begünstigt.

Möglicherweise gibt Heterozygotie des Determinationssystems einen Anhaltspunkt zur Deutung eines positiven Evolutionswertes. Heterozygotie kann durch einen Heterosiseffekt eine erhöhte Vitalität (hybrid vigour) bestimmen. Auf dem Wege einer selektiven Begünstigung mag infolge dieses positiven vitalen Effektes eine Steigerung der Heterozygotie stattfinden und dadurch der Evolutionsvorgang im Sinne der Erhöhung der Sterilitätsrate gerichtet werden.

V. Zusammenfassung.

1. Es wird das Nöhreier-Phänomen (Entwicklung der Larven in verschlossenen Eiräumen auf Kosten von gleichzeitig abgelegten sterilen Eiern) diskutiert. Die Nöhreier der beiden marinen Prosobranchierarten *Murex trunculus* und *Buccinum undatum* werden in bezug auf das Problem der Nöhrei-Determination untersucht.

2. Sämtliche Eier von *Murex trunculus* durchlaufen eine normale Meiose und werden einheitlich im Diplotänstadium besamt. In Normalkeimen (zirka 4% der Gesamteizahl) wandert der männliche Pronucleus gegen den animalen Pol und bildet mit dem weiblichen Vorkern die diploide Metaphase der ersten Furchungsteilung.

3. Die Mehrzahl der Nöhreier (Nöhrei Norm, zirka 90% der Gesamteizahl) zeigt den männlichen Pronucleus am Besamungsort in der vegetativen Hemisphäre immobilisiert, wo seine Chromosomen nach metaphasischer Kondensation verklumpen. An den weiteren Prozessen nimmt das männliche Chromatin nicht teil.

4. Die anschließende Furchung der Nöhreier von *Murex* erfolgt nach dem spiraligen Typus bis zu einem zirka 60zelligen Stadium unter alleiniger Beteiligung der 35 Eikernchromosomen. Der Nöhreier-Prozeß ist eine frühzeitig arretierte haploid-merosperme Parthenogenese.

5. In den restlichen 6% der Eier (Varianten der Nöhreier) erfolgt trotz animaler Lage des männlichen Vorkernes totale oder partielle Verklumpung seiner Chromosomen, Bildung von Furchungsmosaiken durch verspätete Verschmelzung mit einem Furchungskern, Elimination väterlicher Chromosomen im Verlauf späterer Teilungen. Die cytologischen Vorgänge entsprechen jenen bei heterogener oder interspezifischer Hybridisation.

6. Die Nöhreier von *Buccinum undatum* sind einheitlich monosperm besamt. Sie zeigen eine Bildung morphologischer Typen, die durch distinkte Arretierungsphasen gekennzeichnet sind. Typ 1 (zirka 75% der Eier) arretiert vor den meiotischen Teilungen, Typ 2 (zirka 24%) erst im Stadium der Vorkerne. Die restlichen 1% der Eier sind normal entwicklungsfähig.

7. Die statistischen Auswertungen ergeben bei beiden Arten gut gesicherte Homogenität verschiedener Eikapseln desselben Geleges in

bezug auf den Prozentsatz der Normalkeine. Sie erlauben die Definition einer individuellen (gelegetspezifischen) Fertilitätsrate, ferner (bei *Buccinum*) die Bestimmung eines individuellen Typenverhältnisses. Die Typenhäufigkeiten sind nur beschränkt arttypisch; innerhalb der untersuchten *Buccinum*-Population existieren statistisch gesicherte individuelle Unterschiede.

8. Die morphologischen Befunde an den untersuchten Arten stehen in Widerspruch zu den beiden bisherigen Hypothesen über die Sterilitätsursachen der Nähreier [Prädetermination (GLASER, ANKEL) und Determination durch atypische Spermien (HYMAN, PORTMANN)].

9. Die Nähreier-Prozesse weisen auf eine genetische Bedingtheit der Nähreier-Sterilität und auf einen Zusammenhang mit der Segregation und der Kombination der Gameten hin. Es wird zu zeigen versucht, daß die Annahme eines multiplen heterozygoten Faktorensystems zu einer einheitlichen Deutung der morphologischen Befunde führt.

Für seine Unterstützung bei der Durchführung der vorliegenden Arbeit bin ich meinem Lehrer, Herrn Prof. A. PORTMANN (Basel), zu bestem Dank verpflichtet. Herrn Prof. E. HEITZ sei für wertvolle Literaturhinweise gedankt. Die Eidgenössische Kommission für die zoologischen Stationen in Neapel und Roscoff ermöglichte die Arbeit durch mehrmalige Überlassung der Schweizer Arbeitsplätze an den beiden Orten.

Literatur.

- Ankel, W. E.: Nähreier-Bildung bei *Natica catena* (DA COSTA.) Zool. Anz. 89, 129—135 (1930 a). — Über das Vorkommen und die Bedeutung zwittriger Geschlechtszellen bei Prosobranchiern. Biol. Zbl. 50, 513—532 (1930 b). — Baltzer, F.: Über die Entwicklung der Echinidenbastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Zool. Anz. 35, 5—15 (1909). — Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. Zellforsch. 5, 497—621 (1910). — Bataillon, E. und Tchou-Su: Analyse de la fécondation chez les Batraciens par l'hybridation et la polyspermie physiologique. Arch. Entw.-mech. 115, 779—824 (1929). — Bělař, K.: Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden Rhabditisarten. Z. Zellen- u. Gewebelehre 1, 1—21 (1924). — Benazzi, M.: Ginogenesi in tricladi di acqua dolce. Chromosoma 3, 474—482 (1950). — Burger, J. W. and Thornton, Ch. S.: A correlation between the food eggs of *Fasciolaria tulipa* and the apyrene spermatozoa of Prosobranch Molluscs. Biol. Bull. 68, 253—257 (1935). — Capuis, G.: Osservazioni sulla gametogenesi dei *Murex* (nota preliminare). Atti R. Ist. Veneto, Cl. sci. mat. nat., T. 101 (1942). — Coe, W. R.: Sexual phases in the Gasteropod *Crucibulum spinosum*. J. Morph. 63, 345—361 (1938). — Conklin, E. G.: The embryology of *Crepidula*. J. Morph. 13, 1—226 (1897). — The embryology of *Fulgur*: a study of the influence of yolk on development. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 59, 320—359 (1907). — Diver, C., Boycott, A. E. and Garstang, S.: The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. J. Genet. 15, 113—200 (1925). — Franc, A.: Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens. Diss. Algier. 1943. — Glaser, O. C.: Über den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* (var. *distans*) und deren

larvale Excretionsorgane. Z. wiss. Zool. 80, 80—121 (1906). — **Hughes-Schrader, S.**: The "pre-metaphase stretch" and kinetochore orientation in Phasmids. Chromosoma 3, 1—21 (1947). — **Hyman, O. W.**: Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. J. Morph. 37, 307—383 (1923). — Natural partial fertilization in *Fasciolaria tulipa*. J. Morph. 41, 267—281 (1925). — **Korschelt und Heider**: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena: Gustav Fischer. 1936. — **Krüger, E.**: Fortpflanzung und Keimzellbildung von *Rhabditis aberrans*, nov. sp. Z. wiss. Zool. 105, 87—124 (1913). — **Kuhn, E.**: Physiologie und Vererbung der Selbststerilität bei Blütenpflanzen. Naturwiss. 28, 1—9 (1940). — **Kupelwieser, H.**: Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. Entw.-mech. 27, 434—462 (1909). — Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurm-sperma. Arch. Zellforsch. 8, 352—395 (1912). — **Lepori, N. G.**: Ricerche sulla ovogenesi e sulla fecondazione nella planaria *Polycelis nigra* EHR. con particolare riguardo all'ufficio del nucleo spermatico. Caryologia 1, 280—295 (1949). — **Lewis, D.**: Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. Heredity 1, 85—108 (1947). — Incompatibility in flowering plants. Biol. Rev. 24, 472—496 (1949). — **Morgan, T. H.**: The genetic and the physiological problems of self-sterility in *Ciona*. III. Induced self-fertilization. J. exp. Zool. 80, 19—54 (1939). — Ibid. V. The genetic problem. J. exp. Zool. 90, 199—228 (1942). — Ibid. VI. Theoretical discussion of genetic data. J. exp. Zool. 95, 37—59 (1944). — **Muller, H. J. and Settles, F.**: The non-functioning of the genes in spermatozoa. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 43, 285—312 (1927). — **Plough, H. H.**: Selective fertilization in *Styela*. Biol. Bull. 65, 365 (1933). — **Portmann, A.**: Le rôle du spermatozoïde atypique dans la formation des œufs nourriciers de *Buccinum undatum* L. Arch. zool. exp. gén. 65, Notes et Revue Nr. 4, 103—124 (1926). — Die Nöhreier-Bildung durch atypische Spermien bei *Buccinum undatum* L. Z. Zellf. mikr. Anat. 5, 230—243 (1927). — Die Entstehung der Nöhreier bei *Purpura lapillus* L. durch atypische Befruchtung. Z. Zellf. mikr. Anat. 12, 167—178 (1930 a). — Die atypische Spermatogenese bei *Buccinum undatum* L. und *Purpura lapillus* L. Z. Zellf. mikr. Anat. 12, 307—326 (1930 b). — **Schmidt, G. A.**: Ein zweiter Entwicklungstypus von *Lineus gesserensis-ruber* O. F. MÜLLER (Nemertini). Zool. Jb., Abt. Anat. 58, 607—660 (1934). — **Staiger, H.**: Chromosomenzahlen stenoglosser Prosobranchier. Exper. 6, 54—56 (1950 a). — Zur Determination der Nöhreier bei Prosobranchiern. Rev. suisse zool. 57, 496—503 (1950 b). — **Stout, A. B. and Chandler, C.**: Change from self-incompatibility to self-compatibility accompanying change from diploidy to tetraploidy. Science 94, 118 (1941). — **Straub, J.**: Neue Ergebnisse der Selbststerilitätsforschung. Naturwiss. 35, 23—26 (1948). — **Sturtevant, A. H.**: Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. Science 58, 269—270 (1923). — **Thorson, G.**: Studies on the egg masses and larval development of Gastropoda from the Iranian gulf. Danish Sci. Invest. Iran 2, 159—238 (1940). — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Medd. Komm. Danm. Fisk.- og Havunders., ser. Plankton, 4, 523 pp. (1946). — Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. 25, 1—45 (1950). — **Tuzet, O.**: Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. Arch. zool. exp. gén. 70, 95—229 (1930). — **Wilson, E. B.**: The cell in development and heredity. New York: The MacMillan Company. 1928.

Curriculum vitae.

Als zweiter Sohn des OTTO STAIGER, Kunstmaler, und seiner Gattin FRIEDA, geb. HUNZIKER, wurde ich, HANSRUDOLF STAIGER, Bürger von Basel, am 15. Februar 1924 in Besazio (Kt. Tessin) geboren. Nach dem Besuch der Primarschulen in Basel und Birsfelden trat ich in das Mathematisch-naturwissenschaftliche Gymnasium in Basel ein, an welcher Schule ich im Frühjahr 1943 die Maturitätsprüfung bestand.

Zu Beginn des Sommer-Semesters 1943 ließ ich mich an der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren. Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten: A. BAUMGARTEN, A. BUXTOFF, S. EDLBACHER, H. ERLNMEYER, J. GANTNER, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, P. HÄBERLIN, E. HANDSCHIN, H. HEDIGER, E. HEITZ, P. HUBER, W. KUHN, E. LUDWIG, E. MIESCHER, H. MISLIN, A. PORTMANN, M. REICHEL, H. REINHARDT, P. RUGGLI, H. SCHMALENBACH, G. SENN, F. VERZAR, W. VISCHER, M. WEHRLI, H. ZICKENDRAHT. Allen diesen Herren sei für ihre Bemühungen gedankt.

Die vorliegende Arbeit entstand als Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. A. PORTMANN. Sie wurde im Verlauf mehrerer Arbeitsaufenthalte an den marinen zoologischen Stationen in Neapel (Sommer 1947, 1948, 1949) und Roscoff (Frühjahr 1949) durchgeführt. An beiden Orten besetzte ich die vom Eidgenössischen Departement des Innern zur Verfügung gestellten Freiplätze.

